АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

4

АПРЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ · ТОМ 51 (1966) № 4

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Почетный президент Всесоюзного ботанического общества акад. *В. Н. Сукачев*. *Е. Г. Бобров*, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, действ. член ВАСХНИЛ *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *М. М. Ильин*, *Л. В. Кудряшев*, *М. В. Культиасов*, чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), чл.-корр. АН СССР *Е. М. Лавренко*, *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, чл.-корр. АН СССР *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, чл.-корр. АН АрмССР *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров* (зам. главного редактора), *А. И. Толмачев*, действ. член АН БССР *Н. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *А. А. Юнатов*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

Honorary president of the Botanical Society of the U.S.S.R. acad. *V. N. Sukachev*, *E. G. Bobrov*, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *M. M. Iljin*, *L. V. Kudryashov*, *M. V. Kultiasov*, *V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *E. M. Lavrenko*, *D. V. Lebedev*, *G. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov* (Associate Editor), *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmachev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *A. A. Yunatov*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»

УДК 001.4 : 581.47

Н. Н. Каден и М. Э. Кирпичников

ПРОЕКТ НОВОЙ СИСТЕМЫ НОМЕНКЛАТУРЫ ПЛОДОВ

(Получено 12 IV 1965)

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы проблеме создания современной научной терминологии уделяется определенное внимание. Так, в мае 1959 г. в Институте языкознания АН СССР проходило Всесоюзное терминологическое совещание, материалы которого были опубликованы в специальном сборнике. Во вступительном слове на этом совещании акад. В. В. Виноградов отметил: «Терминологические проблемы в эпоху бурного развития науки, техники, культуры, литературы, искусства представляют огромный теоретический и практический интерес». (Вопросы терминологии, 1961 : 9—10).

Для разработки общих основ теории и методики научно-технической терминологии важное значение имеют работы Д. С. Лотте. Он констатирует, что неразбериха в терминологии приводит к нарушению точного взаимопонимания даже в среде очень узкого круга специалистов. Лотте (1961 : 19) приводит следующее любопытное высказывание лингвиста Шухарда: «Терминологическая неясность для науки все равно, что туман для мореплавателя; она тем более опасна, что обычно в ней вовсе не отдают себе отчета».

В настоящее время ботаническая терминология и номенклатура далеки не только от идеального, но даже от удовлетворительного состояния (ср. Cowan, 1954; Rickett, 1954, 1955, 1956; Кирпичников, 1958, 1961).

Современное состояние номенклатуры плодов

Система наименований плодов не может быть успешно разработана вне учета общих принципов строго научной терминологической классификации. Однако в неменьшей степени она должна соответствовать современной классификации плодов.

Искусственным карпологическим системам, которые, к сожалению, до настоящего времени излагаются в целом ряде учебников и руководств (Каден, 1947), требовалось очень небольшое число типов. Основными признаками деления плодов на типы были экологические особенности (способность к вскрыванию, консистенция перикарпия, число семян). Некоторые авторы (Schleiden, 1861; Beauvisage, 1889; Гоби, 1921) считали даже, что достаточно четырех типов: коробочка, ягода, костянка и орешек.

Коль скоро перед карпологией, как и перед любой другой естественноисторической дисциплиной, ставится задача выяснить исторический процесс развития, а морфология плодов становится эволюционной, подобные сборные типы не только не содействуют, но просто мешают прогрессу карпологии. Достаточно сказать, что плодом «коробочка» в широком смысле обладают во флоре средней полосы европейской части СССР представители 66 семейств из 122. Попытки создания морфогенетических систем таких «типов» (Гоби, 1921) нельзя признать удачными, ибо каждый из них представляет собой искусственный набор из конвергентных членов различных рядов эволюции. Для разработки подлинно морфогенетической классификации должны быть выделены типы или «виды» плодов в узком понимании, которые объединяли бы под одним названием лишь плоды, имеющие единое происхождение, общее строение и состоящие из одинакового числа частей или, иными словами, отличающиеся идентичной морфологической структурой. Только путем выделения таких классификационных единиц может быть создана генетическая система плодов.

Морфологи, отлично понимая ненормальность положения с классификацией плодов, затратили немало усилий для решения этой проблемы. Не один десяток лет идет разработка принципов современной морфогенетической классификации плодов (Ларионов, 1927; Каден, 1947, 1955, 1964; Тахтаджян, 1948; Левина, 1961). И все же морфогенетическая карпология, несмотря на все ее достижения, пока не в состоянии разрешить коллизии между теоретическими положениями, которые ею разрабатываются, и насущными практическими потребностями.

Современная морфогенетическая карпология показала, что небольшое число типов плодов, установленных классиками морфологии, не отвечает их фактическому многообразию. Следовательно, необходимо резко увеличить число наименований карпологических типов, дабы искусственно не соединять воедино неродственные плоды.

Какие же пути предлагались для создания карпологической терминологии?

Одним из них является извлечение старых, забытых или полузабытых названий, которые были даны в свое время отдельным типам плодов, главным образом французскими ботаниками. Таковы, например, «цинарродий», «гесперидий» (Тахтаджян, 1948), «амальтея», «карцерула», «стеригма» (Каден, 1965) и т. п. Такого рода наименования трудны для запоминания и, главное, не являются следствием какой-либо логической системы, дающей ключ для установления между ними определенных связей или метод образования новых названий, если они потребуются. Кроме того, выбор какой-то части наименований из ранее предложенных, дает совершенно недостаточные результаты для морфогенетической системы. Естественных типов плодов, которые должны быть выделены и названы, гораздо больше, чем приемлемых терминов для них. При этом в истории карпологии отдельные названия получили главным образом плоды, резко отличающиеся по своей морфологии. Что же касается наиболее сборных типов — коробочки, костянки и ягоды, — то терминов для разделения их практически нет. Наконец, для многих из указанных выше терминов нет русских синонимов. Поэтому в русской карпологической терминологии наряду с зерновкой, бобом и листовкой встречаются ценобий, цинарродий и амальтея, что нельзя считать удачным.

Второй путь — конструирование новых терминов на основе применявшихся. Он состоит в добавлении числительных (пяти-, трех-, дву-, одно-), а также много-, мало- к листовке, костянке, орешку с образованием соответствующих латинских и греческих комбинаций для обозначения разных типов апокарпных плодов (Каден, 1950 : 74). Но этот способ опять-таки непригоден для ценокарпиев.

Третий путь состоит в уточнении терминов «коробочка», «ягода», «костянка» и «орешек» добавлением к ним эпитетов «верхняя паракарпная», «нижняя синкарпная» и т. д. Этот способ, предложенный А. Л. Тахтаджяном (1948 : 260, 264 и др.), был нами также использован (Каден, 1950, 1965), но и он — не более чем временный выход из положения. Даже в таком суженном виде эти типы являются весьма сборными. Так, например, верхней синкарпной коробочкой обладают представители *Oxalidaceae*, *Balsaminaceae*, *Zygophyllaceae*, *Hippocastanaceae*, *Liliaceae*, *Oleaceae*, *Solanaceae*, *Malvaceae*, *Linaceae*, *Pyrolaceae*, *Ericaceae*, *Elatinaceae*, *Caryophyl-*

laceae, *Convolvulaceae*, *Scrophulariaceae* и многих других семейств однодольных и двудольных.

Для того чтобы преодолеть недостатки этого номенклатурного приема некоторые морфологи продолжают уточнять сборные понятия. В результате получаются: «Коробочка паракарпная, верхняя, четырехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся несовершенно дорсально» — для *Parnassia*» (Каден, 1965), или «Тип формы: Strato-Capsula gamo-marginalis, isocarpellata, integri-laminalis, margo- et apice-placentalis, ±isosperma. Pericarpium baccaceum, achlamydocarpum, asyncarpum. Тип вскрывания: Clausocarpium» — для *Hedera helix* L. (Baumann-Bodenheim, 1954 : 109).

Так карпология приходит к таким же «полуторафутовым описаниям» (Van Royen, 1740 : 5), которые применялись для названий растений в долиннеевский период и были отброшены Линнеем как слишком громоздкие и заменены биномиалами («Nomina. . . sesquipedalia, enunciatu difficilia vel nauseabunda, fugienda sunt» — Linnaeus, 1751 : 198). Нет сомнения в том, что подобные и, может быть, даже более подробные характеристики отдельных карпологических типов должны существовать, не заменяя собой названия.

Изложенное ясно показывает, что современная терминология плодов крайне неудовлетворительна и переживает серьезный кризис. Он заключается в том, что большинство ботаников отлично понимает полную несостоятельность старой, давно отжившей системы типологии плодов, но вынуждено (полностью или частично) ею пользоваться, за неимением удобной современной системы.

Как известно, в ряде учебников и пособий разделы, посвященные карпологии, до наших дней удерживают деление плодов на «настоящие» и «ложные» и включают в число плодов соплодия. Но даже там, где такого архаизма нет, типология плодов полна противоречий, неясностей и весьма далека от необходимой «комплектности». Наиболее показательны в этом отношении различного рода «Флоры» и «Определители» — первые практические «потребители» морфологических классификаций, в том числе и классификаций типов плодов. Что же мы наблюдаем во «Флорах» и «Определителях», в том числе и самых новых?

1. Одно и то же наименование приводится для плодов явно различного происхождения. Таким образом полностью нарушается современный принцип, исключающий объединение в одну группу форм, имеющих совершенно различное происхождение и лишь внешне (или по каким-либо другим особенностям, не имеющих отношения к истинному родству) более или менее сходных. Например, явно нехорош термин «орешек», применяемый для обозначения плодов у *Betula* и у *Carex*, а также для частей плода *Lamiaceae* и *Boraginaceae*. Не лучше и «семянка», если она якобы характеризует не только плод *Asteraceae*, но также плоды *Chenopodiaceae*, мерикарпии *Apiaceae* и плодики *Ranunculus*. Плох термин «костянка», применяемый, с одной стороны, для *Prunus*, а с другой — для *Rhamnus*, *Valeriana* и . . . *Sparganium*. Среди многочисленных «коробочек», кроме довольно приблизительного внешнего сходства, никакой внутренней связи часто вовсе не наблюдается.

2. Для ряда семейств (не говоря уже о сотнях родов) тип плода просто не указывается. Например, для сем. *Lemnaceae* во «Флоре СССР» читаем лишь: «Плод нераскрывающийся, с 1—6 семенами» (Кузенева, 1935 : 491). Во втором издании «Флоры Британских островов» (Clapham и др., 1962 : 941) для сем. *Zosteraceae* указано, что «Плод невскрывающийся или вскрывающийся неправильно» («Fruit indehiscent or irregulary dehiscent»).

Возможные пути дальнейшего развития карпологической терминологии

Итак, можно с уверенностью сказать, что ни устаревшая «классическая», ни современная морфогенетическая карпология не вооружены терминологией, которая была бы достаточно полной, точной, удобной, легко запоминаться; принятые термины не должны связывать или как-то затруднять дальнейшее развитие современной морфогенетической карпологии, которая во многих разделах делает еще свои первые шаги; новая терминология должна быть однотипной; с ее принятием должны уйти в прошлое устаревшие наименования плодов.

Как нам кажется, всем этим требованиям может удовлетворить только один принцип: каждый тип плода должен получить название, основу которого составляет название рода, а окончание — единый для всех плодов словарный элемент. В качестве последнего удобно применить «-carpium». Например, тип плода, характерный для *Butomus*, получит название butomocarpium. В сем. *Malvaceae* пока выделены три карпологических типа: abutilocarpium, hibiscocarpium, malvocarpium. Все эти термины среднего рода, второго склонения и могут применяться как в морфогенетической классификации, так и в таксономических диагнозах. В этом случае в диагнозе семейства или рода, которым свойствен тот или иной карпологический тип, он упоминается и дополнительно характеризуется. Например, в сем. *Cuscutaceae* или роде *Cuscuta*: «Fructus — cuscutocarpium: syncarpus, superus, dimerus, siccus, tunicatus, circumscisse et lateraliter vel irregulariter dehiscens», а в диагнозе вида, например, *Cuscuta araratica*: «Cuscutocarpium membranaceum, tetragono subglobosum, vix depressum etc.».

Окончание «-carpium» правомочно прилагать как к родовым названиям латинского, так и греческого происхождения. Ведь окончание «-oideae» для подсемейств, происходящее от греческого «-oides» (eidos) — . . .видный» применяется независимо от происхождения названия растения. Кроме того, есть много родов (*Biebersteinia*, *Bungea*, *Alhagi*, *Butia* и т. п.), наименования которых происходят или от собственных имен, или от местных и во всяком случае не античных названий.

Однако главное, что дает возможность без колебаний применять окончание «-carpium» — это тот факт, что в больших терминологических рядах один и тот же словарный элемент (корень или суффикс) систематизирует большое число названий или терминов уже более или менее независимо от их происхождения. Например, названия наук: geologia, zoologia (т. е. греческое с греческим), но также algologia, terminologia (т. е. латинский корень с греческим «logos» — «учение о . . .»).

Греческий элемент («-carpium») предпочтительнее латинского, потому что греческому языку более свойственно образование сложных слов.

Русские названия типов плодов удобно строить по тому же принципу: к русскому родовому названию добавляется элемент «плодник», например, для плода alismatocarpium (от рода *Alisma*) — частухоплодник, для asclepiadocarpium (от *Asclepias*) — ластовнеплодник и т. д. В тех случаях, когда в русской таксономической терминологии принято транслитерированное родовое название (Адокса, Моллюго, Алзина и т. п.), карпологический тип также транслитерируется (адоксокарпий, моллюгинокарпий, алзинокарпий). Однако, и мы это подчеркиваем, предлагаемый вариант русских названий плодов не является окончательным. Он должен быть особенно тщательно обсужден с тем, чтобы попытаться найти возможность «облегчить» русские названия, сделать их более краткими.

Рекомендуемый принцип построения названий типов плодов наглядно виден из прилагаемой таблицы.

В нашей таблице типы плодов даны по семействам цветковых растений, встречающихся в средней полосе европейской части СССР (по Маевскому, 1964). Однако названия некоторых семейств и их объем понимаются нами более современно и узко, в основном в соответствии с системой А. Л. Тахтаджяна (Takhtadjan, 1959) и с учетом «Nomina familiarum conservanda» (International Code of Botanical Nomenclature, App. II, 1961). В результате вместо 116 семейств во «Флоре» Маевского у нас получилось 122. Более подробно характеристику выделенных типов и подтипов плодов см. в работе Н. Н. Кадена (1965).

ПЕРЕЧЕНЬ ПРЕДЛАГАЕМЫХ НОВЫХ НАЗВАНИЙ ПЛОДОВ

Семейства	Роды и виды, плоды которых служат примерами карпологических типов	Названия типов и подтипов плодов
Aceraceae	*Acer*	Acerocarpium
Adoxaceae	*Adoxa*	Adoxocarpium
Aizoaceae	*Mollugo*	Molluginocarpium trimerum
Alismataceae	*Alisma*	Alismatocarpium
	Sagittaria	Sagittariocarpium
Alliaceae	*Allium*	Alliocarpium
Amaranthaceae	*Amaranthus*	Amaranthocarpium
	— *lividus*	— indehiscens
	— sp. al.	— pyxidiiforme
Amygdalaceae		Amygdalocarpium
	Amygdalus	— siccum
	Prunus	— succosum
Apiaceae		Apiocarpium
	Apium	— columnare
	Eryngium	— macrocalyculatum
	Sanicula	— ecolumnare
Apocynaceae	*Apocynum*	Apocynocarpium
Araceae	*Acorus*	Acorocarpium
	Calla	Callocarpium
Aristolochiaceae	*Asarum*	Asarocarpium
	Aristolochia	Aristolochiocarpium
Asclepiadaceae	*Asclepias*	Asclepiadocarpium
Asparagaceae	*Asparagus*	Asparagocarpium
Asteraceae		Asterocarpium
	Aster	— non involucratum
	Echinops	— involucratum
	Xanthium	— immersum
Balsaminaceae	*Impatiens*	Impatientocarpium
Berberidaceae	*Berberis*	Berberidocarpium
Betulaceae	*Betula*	Betulocarpium
Boraginaceae		Boraginocarpium
	Borago	— tetraëremum
	Cerinthe	— diëremum
	Rochelia	— pseudomonomerum
	Tournefortia	— partibile
Brassicaceae		Brassicocarpium
	Brassica	— bivalvatum
	Chorispora	— craspediiforme
	Raphanus	
	— *raphanistrum*	— articulatum
	— *sativus*	— indehiscens
	Alyssum calycinum	— bivalvatum velatum
	— sp. al.	— — nudum
	Bunias	— nuculiforme
	Cardaria	— indehiscens
	Crambe	— articulatum
	Thlaspi	— angustiseptatum
Butomaceae	*Butomus*	Butomocarpium
Caesalpiniaceae		Caesalpiniocarpium
	Gleditschia	— indehiscens
Callitrichaceae	*Callitriche*	Callitrichocarpium
Campanulaceae	*Campanula*	Campanulocarpium
	Phyteuma canescens	— trimerum
	— *nigrum*	— dimerum
	Jasione	Jasionocarpium
Cannabaceae	*Cannabis*	Cannabocarpium
Caprifoliaceae	*Linnaea*	Linnaeocarpium
	Lonicera	Lonicerocarpium
		Sambucocarpium
	Sambucus	— trimerum
	Symphoricarpus	— tetramerum
Caryophyllaceae [1]		Cerastiocarpium

---

[1] В наших статьях (Каден, 1965 : 778; Каден и Кирпичников, 1965 : 219) в результате ошибочного определения неверно выделен карпологический тип Alsinocarpium для *Alsine segetalis* L. На самом деле плод этого вида относится к *Cerastiocarpium trimerum*.

Продолжение

Семейства	Роды и виды, плоды которых служат примерами карпологических типов	Названия типов и подтипов плодов
Caryophyllaceae	*Cerastium*	
		— pentamerum
	Spergula linicola	— indehiscens
	Sagina procumbens	— tetramerum
	Minuartia	— trimerum
		Dianthocarpium
	Agrostemma	— pentamerum
	Cucubalus	— indehiscens
	Dianthus	— dimerum
	Elisanthe	— trimerum
		Silenocarpium
	Silene	— trimerum
	Vaccaria	— dimerum
	Viscaria	— pentamerum
	Herniaria	Herniariocarpium
	Scleranthus	Scleranthocarpium
Celastraceae	*Euonymus*	Celastrocarpium
Ceratophyllaceae	*Ceratophyllum*	Ceratophyllocarpium
Chenopodiaceae	*Beta vulgaris*	Betocarpium dimerum
		Chenopodiocarpium
	Agriophyllum	— velatum
	Anabasis	— succosum
	Chenopodium	— tunicatum
	Salicornia	— semiimmersum
	Spinacia	— tetramerum
Cistaceae	*Helianthemum*	Helianthemocarpium
Commelinaceae	*Commelina*	Commelinocarpium
Convolvulaceae	*Calystegia*	Calystegiocarpium
	Convolvulus	Convolvulocarpium
Cornaceae	*Cornus*	Cornocarpium
Corylaceae	*Corylus*	Corylocarpium
Crassulaceae		Crassulocarpium
	Jovibarba	— hexamerum
	Sedum	— pentamerum
	Sempervivum	— polymerum
	Tillaea	— tetramerum
Cucurbitaceae	*Bryonia*	Bryoniocarpium
	Cucurbita	Cucurbitocarpium
Cuscutaceae	*Cuscuta*	Cuscutocarpium
	— *australis*	— rumpens
	— sp. al.	— pyxidiiforme
Cyperaceae	*Carex*	Caricocarpium trimerum-dimerum
		Cyperocarpium
	Cyperus	— tetramerum
	Dichostylis	— dimerum
Dipsacaceae	*Dipsacus*	Dipsacocarpium
Droseraceae		Droserocarpium
	Aldrovanda	— pentamerum
	Drosera	— trimerum
Elaeagnaceae	*Elaeagnus*	Elaeagnocarpium
Elatinaceae	*Elatine*	Elatinocarpium
	— *alsinastrum*	— tetramerum
	— *callitrichoides*	— trimerum
Empetraceae	*Empetrum*	Empetrocarpium
Ericaceae	*Arctostaphylos*	Arctostaphylocarpium
		Callunocarpium
	Andromeda	— pentamerum
	Calluna	— tetramerum
Euphorbiaceae		Euphorbiocarpium
	Euphorbia	— trimerum
	Mercurialis	— dimerum
Fabaceae	*Astragalus*	Astragalocarpium
	— *albicaulis*	— bivalvatum
	— *dasyanthus*	— ventricidum
	— *falcatus*	— indehiscens

Продолжение

Семейства	Роды и виды, плоды которых служат примерами карпологических типов	Названия типов и подтипов плодов
	— sp. plur.	— bidentatum
	— *testiculatus*	— dorsicidum
		Viciocarpium [2]
	Alhagi	— moniliforme
	Ewersmannia	— fenestrato-articulatum
	Hedysarum	— articulatum
	Melilotus	— nuculiforme
	Phaseolus	— septatum
	Trifolium alspestre	— pyxidiiforme
	— *arvense*	— rumpens
	— sp. al.	— folliculiforme
Fagaceae	*Quercus*	Quercocarpium
Frankeniaceae	*Frankenia*	Frankeniocarpium
Fumariaceae		Corydalocarpium
	Corydalis	— bivalvatum
	Fumaria	— indehiscens
Gentianaceae	*Gentiana*	Gentianocarpium
Geraniaceae		Geraniocarpium
	Erodium	— valvis secedentibus
	Geranium	— valvis persistentibus
Globulariaceae	*Globularia*	Globulariocarpium
Grossulariaceae	*Grossularia*	Grossulariocarpium
Haloragaceae	*Myriophyllum*	Myriophyllocarpium
Hippocastanaceae	*Aesculus*	Aesculocarpium
Hippuridaceae	*Hippuris*	Hippuridocarpium
Hydrangeaceae	*Philadelphus*	Philadelphocarpium tetramerum
Hydrocharitaceae	*Elodea*	Elodeocarpium
	Hydrocharis	Hydrocharitocarpium
Hydrophyllaceae	*Phacelia*	Phaceliocarpium
Hypericaceae	*Hypericum*	Hypericocarpium
Iridaceae	*Iris*	Iridocarpium
Juncaceae	*Juncus*	Juncocarpium
	Luzula	Luzulocarpium
Juncaginaceae	*Triglochin*	Triglochinocarpium
	— *maritimum*	— hexaspermum
	— *palustre*	— trispermum
Lamiaceae	*Lamium*	Lamiocarpium
Lemnaceae	*Lemna*	Lemnocarpium
Lentibulariaceae		Utriculariocarpium
	Pinguicula	— disjunctivum
	Utricularia	— rumpens
Liliaceae	*Colchicum*	Colchicocarpium
	Lilium	Liliocarpium
		Convallariocarpium
	Convallaria	— trimerum
	Maianthemum	— dimerum
	Veratrum	Veratrocarpium
Linaceae		Linocarpium
	Linum	— pentamerum
	Radiola	— tetramerum
Lobeliaceae	*Lobelia*	Lobeliocarpium
Loranthaceae	*Loranthus*	Loranthocarpium
Lythraceae		Lythrocarpium
	Lythrum	— septilatericidum
	Middendorfia	— dorsilatericidum
	Peplis	— rumpens
Malaceae		Cotoneastrocarpium
	Cotoneaster	— oligomerum
	Crataegus curvisepala	— monomerum

---

[2] Хотя типовым родом семейства является *Faba*, мы называем плод *Fabaceae* «Viciocarpium», поскольку боб *Faba* не является характерным для большинства представителей. Он имеет ложные поперечные перегородки и представляет собой, по-видимому, боковую и короткую линию эволюции плодов в семействе. Строение боба *Vicia* гораздо более типично для *Fabaceae*.

Продолжение

Семейства	Роды и виды, плоды которых служат примерами карпологических типов	Названия типов и подтипов плодов
		Malocarpium
	Malus	— pentamerum
	Sorbus	— trimerum
Malvaceae	*Abutilon*	Abutilocarpium
	Hibiscus	Hibiscocarpium
	Malva	Malvocarpium
Menyanthaceae		Menyanthocarpium
	Menyanthes	— dorsicidum
	Nymphoides	— rumpens
Monotropaceae	*Monotropa*	Monotropocarpium
Najadaceae	*Najas*	Najadocarpium
Nymphaeaceae	*Nuphar*	Nupharocarpium
	Nymphaea	Nymphaeocarpium
Oleaceae	*Fraxinus*	Fraxinocarpium
	Syringa	Syringocarpium
Onagraceae	*Circaea*	Circaeocarpium
	Onagra	Onagrocarpium
Orchidaceae	*Orchis*	Orchidocarpium
Orobanchaceae	*Orobanche*	Orobanchocarpium
Oxalidaceae	*Oxalis*	Oxalidocarpium
Paeoniaceae	*Paeonia*	Paeoniocarpium
Papaveraceae	*Chelidonium*	Chelidoniocarpium
	Glaucium	Glauciocarpium bivalvatum
		Papaverocarpium
	Papaver somniferum	— indehiscens
	— sp. al.	— dehiscens
Parnassiaceae	*Parnassia*	Parnassiocarpium
Plantaginaceae	*Plantago*	Plantaginocarpium
Plumbaginaceae	*Plumbago*	Plumbaginocarpium
Poaceae		Poocarpium
	Crypsis	— folliculiforme
	Poa	— leptodermale tunicatum
	Triticum	— — nudum
	Zea	— — velatum
Polemoniaceae	*Polemonium*	Polemoniocarpium
Polygalaceae	*Polygala*	Polygalocarpium
Polygonaceae		Polygonocarpium
	Fagopyrum	— trimerum velatum
	Polygonum alpinum	— — tunicatum
	— *persicaria*	— dimerum
Portulacaceae	*Montia*	Montiocarpium
	Portulaca	Portulacocarpium
Potamogetonaceae	*Potamogeton*	Potamogetonocarpium
Primulaceae		Primulocarpium
	Naumburgia	— hexamerum
	Primula	— pentamerum
	Trientalis	— heptamerum
Pyrolaceae	*Pyrola*	Pyrolocarpium
	Aconitum	Aconitocarpium
	— *nemorosum*	— velatum
	— sp. al.	— nudum
Ranunculaceae	*Actaea*	Actaeocarpium
	Aquilegia	Aquilegiocarpium
	Consolida	Consolidocarpium polyspermum
		Trolliocarpium
	Caltha	— oligomerum
	Trollius	— polymerum
		Ranunculocarpium
	Hepatica	— velatum
	Ranunculus	— polymerum
	Thalictrum	— oligomerum
Resedaceae	*Reseda*	Resedocarpium
Rhamnaceae	*Rhamnus*	Rhamnocarpium
Rosaceae		Alchemillocarpium
	Agrimonia	— oligomerum
	Alchemilla	— monomerum
	Filipendula	Filipendulocarpium

Продолжение

Семейства	Роды и виды, плоды которых служат примерами карпологических типов	Название типов и подтипов плодов
Rosaceae	*Fragaria*	Fragariocarpium
	Potentilla	Potentillocarpium
	Rosa	Rosocarpium
	Rubus	Rubocarpium
Rubiaceae	*Galium*	Galiocarpium
	Rubia	Rubiocarpium
Rutaceae	*Ruta*	Rutocarpium
Salicaceae	*Salix*	Salicocarpium
Santalaceae		Santalocarpium
	Thesium	— siccum
Saxifragaceae	*Chrysosplenium*	Chrysospleniocarpium
	Saxifraga	Saxifragocarpium
	—hirculus	— superum
	— sp. al.	— semiinferum
Scheuchzeriaceae	*Scheuchzeria*	Scheuchzeriocarpium
Scrophulariaceae		Verbascocarpium
	Antirrhinum	— hippocrepiformiter dehiscens
	Dodartia	— indehiscens
	Euphrasia	— dorsiventricidum
	Mimulus	— dorsicidum
	Verbascum	— septidorsicidum
	Veronica	— septidorsiventricidum
	Lathraea	Lathraeocarpium
		Scrophulariocarpium
	Lindernia	— disjunctivum
	Scrophularia	— septicidum
Solanaceae		Daturocarpium
	Datura	— septidorsicidum
	Hyoscyamus	— pyxidiiforme
	Nicandra	— rumpens
	Nicotiana	Nicotianocarpium
	Solanum	Solanocarpium
Sparganiaceae	*Sparganium*	Sparganiocarpium
Spiraeaceae	*Spiraea*	Spiraeocarpium
	— *chamaedryfolia*	— dorsiventricidum
	— *hypericifolia*	— ventricidum
Tamaricaceae	*Tamarix*	Tamaricocarpium
Thymelaeaceae	*Daphne*	Daphnocarpium
	Thymelaea	Thymelaeocarpium
Tiliaceae	*Tilia*	Tiliocarpium
Trapaceae	*Trapa*	Trapocarpium
Trilliaceae	*Paris*	Paridocarpium
Typhaceae	*Typha*	Typhocarpium
Ulmaceae	*Ulmus*	Ulmocarpium
Urticaceae	*Urtica*	Urticocarpium
Vacciniaceae	*Vaccinium*	Vacciniocarpium
	— *myrtillus*	— pentamerum
	— *vitis-idaea*	— tetramerum
Valerianaceae	*Valeriana*	Valerianocarpium
Verbenaceae	*Verbena*	Verbenocarpium
Violaceae	*Viola*	Violocarpium
Vitaceae	*Vitis*	Vitocarpium
Zygophyllaceae		Zygophyllocarpium
	Peganum	— trimerum
	Tetradiclis	— tetramerum
	Zygophyllum	— pentamerum
	Nitraria	Nitrariocarpium
	Tribulus	Tribulocarpium

Новая система наименований типов плодов особенно важна для целей морфогенетической классификации. Ее внедрение в качестве практической классификации плодов может тормозиться тремя моментами: 1) кажущейся чрезмерной дробностью, 2) нередко длинными названиями, 3) отсутствием на данный момент ассоциативности. Так, если мы говорим: «плод — коробочка», то у слушателя возникают какие-то первоначальные (хотя по существу часто неверные) представления (ассоциации) о данном плоде; если же мы говорим: «плод — Parnassiocarpium», то надо сперва знать (или посмотреть) устройство плода. Но, во-первых, это знание типа плода будет точным, а не расплывчатым; во-вторых, термины типа «аггедула», «амальтея», «карцерула» и многие другие в ассоциативном смысле говорят не более, чем предлагаемые новые термины.

Рассматривая внимательно таблицу, можно сделать ряд выводов.

1. Для 122 семейств и почти 700 родов с не менее чем 2500 видами цветковых растений, обитающими в средней полосе европейской части СССР, предлагается 170 новых названий типов плодов. Это число может показаться слишком большим, но оно меньше числа наименований, уже ранее предложенных (Каден, 1965), исходя из требований современной морфологической классификации; однако там эти наименования страдают «многоэтажностью», являются длинными, чрезвычайно трудно запоминаемыми.

Число новых названий типов плодов, предлагаемых нами теперь, лишь немногим увеличивается, если мы будем их устанавливать для тех же семейств в объеме не только флоры СССР, но и вообще всего Северного полушария. Другими словами, 200—250 карпологических типов будут характеризовать плоды нескольких десятков тысяч видов.

2. Для 450—500 семейств (понимаемых в современном, суженном объеме) покрытосемянных растений земного шара число типов плодов будет сравнительно бо́льшим, но значительно меньшим тысячи. Запомнить их будет не труднее, чем наименования семейств, а главное они будут генетически однородными.

3. Уже самый беглый просмотр в таблице тех семейств, в которых карпологических типов и подтипов несколько или довольно много, наводит на ряд размышлений. Например, у среднерусских *Chenopodiaceae* установленные 6 различных подтипов плодов относятся к родам, расположенным в 6 различных трибах. Аналогичное явление характерно для *Zygophyllaceae*, *Boraginaceae*, *Ericaceae* и др. Но в других случаях наблюдаются более или менее значительные отклонения от принятых систем семейств, что, может быть, говорит об искусственности этих семейств.

Карпологические признаки вполне подтверждают выделение трибы *Jasioneae* в сем. *Campanulaceae* (Федоров, 1957), но менее уверенно можно говорить о *Phyteumatae*, так как даже в одном роде *Phyteuma* встречаются и тримерные плоды, подобные плодам *Campanula*, и плоды димерные.

4. Наибольшим разнообразием карпологических типов в рассматриваемом списке обладают представители сем. *Caryophyllaceae*, понимаемого в широком смысле. Карпологический анализ снова ставит вопрос о возможности разделения этого семейства на несколько самостоятельных.

5. Интересны также следующие факты. У рода *Astragalus* не один подтип плода, а несколько. Это подтверждает неоднократно высказывавшуюся мысль о сборности этого рода. У плодов среднерусских *Cuscuta* два подтипа соответствуют двум различным секциям. Правильно ли, что *Amaranthus lividus*, имеющий плод, заметно отличный от других видов этого рода, не выделяется теперь в какой-либо надвидовой ранг, хотя раньше относился к другому роду (*Albersia* или *Euxolus*)?

6. Приведенные выше примеры показывают, что недостаток предлагаемой системы плодов, а именно — дробность, с лихвой возмещается возможностями анализа, который несомненно даст многое и для систематики, и для морфологии. При обозначении же «плод — коробочка» для *Iridaceae*, *Campanulaceae*, *Caryophyllaceae*, *Violaceae*, *Salicaceae*, *Orchidaceae* и десятков других семейств из самых различных ветвей эволюционного древа покрытосемянных не возникает никаких ассоциаций, кроме разве чувства некоторого смущения, вызванного сознанием нелогичности и антифилогенетичности такого рода классификации.

Следует иметь в виду также, что многочисленные карпологические типы могут быть объединены в надтипы, соответствующие морфогенетическим рядам плодов внутри семейств и порядков покрытосемянных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Вопросы терминологии. (1961). (Материалы Всесоюзного терминологического совещания). — Гоби. Х. Я. (1921). Генетическая классификация плодов семенных растений. Зап. лаб. по семеноведению при Гл. бот. саде РСФСР, 4, 4. — Каден Н. Н. (1947). Генетическая классификация плодов. Вестн. МГУ, 12. — Каден Н. Н. (1950). Плоды и семена среднерусских лютикоцветных. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 45, 6. — Каден Н. Н. (1955). Плод БСЭ, 2 изд., 33. — (Каден Н. Н.). Kaden N. N. (1964). Fundamental problems of the evolutionary carpology. Tenth Intern.Bot. Congress. Abstracts of papers. — Каден Н. Н. (1965). Типы плодов средней полосы европейской части СССР. Бот. журн., 6. — (Каден Н. Н. и Кирпичников М. Э.) Kaden N. N. a. M. E. Kirpicznikov. (1965). A possible contemporary system of fruit terminology. Taxon, 14, 7. — Кирпичников М. Э. (1958). Некоторые вопросы упорядочения ботанической номенклатуры высших растений. Бот. журн., 5. — (Кирпичников М. Э.). Kirpicznikov M. E. (1961). Some problems of regulating botanical terminology. Taxon, 10, 8. — Кузенева О. И. (1935). Сем. XXVIII. Рясковые — *Lemnaceae* Dumort. В кн.: Флора СССР, 3. — Ларионов Д. К. (1927). Сельскохозяйственное семеноведение. — Левина Р. Е. (1961). О классификации и номенклатуре плодов. Бот. журн., 4.— Лотте Д. С. (1961). Основы построения научно-технической терминологии. Вопросы теории и методики. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9-е. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосемянных. — Тахтаджян А. Л. (Takhtadjan A.) (1959). Die Evolution der Angiospermen. — Федоров Ан. А. (1957). Сем. CLVIII. Колокольчиковые — *Campanulaceae* Juss. В кн.: Флора СССР, 24. — Baumann-Bodenheim M. G. (1954). Prinzipien eines Fruchtsystems der Angiospermen. Ber. Schweizer. Bot. Gesellsch., 64, 9. — Beauvisage G. (1889). Remarques sur la classification des fruits et la dehiscence des capsules. Soc. Bot. Lyon. Bull. trimestr., 3—4. — Clapham A. R., T. G. Tutin a. E. F. Warburg. (1962). Flora of the British Isles. — Cowan R. S. (1954). Precision in taxonomic terminology. Taxon, 3, 5. — International Code of Botanical Nomenclature. (1961). — Linnaeus C. (1751). Philosophia botanica. — Rickett H. W. (1954). Materials for a dictionary of botanical terms. Bull. Torr. Bot. Club, 81, 1. — Rickett H. W. (1955). Materials for a dictionary of botanical terms. III. Inflorescences. Bull. Torr. Bot. Club, 82, 6. — Rickett H. W. (1956). Materials for a dictionary of botanical terms. IV. Terms to describe apices. Bull. Torr. Bot. Club, 83, 5. — Van Royen A. (1740). Florae Leydensis prodromus.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
и
Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

A DRAFT OF A NEW SYSTEM OF FRUIT NOMENCLATURE

By N. N. Kaden and M. E. Kirpicznikov

SUMMARY

For the purpose of elaborating a truly morphogenetic carpological classification and for the needs of phylogenetic taxonomy minor fruit types should be distinguished from one another, comprising the forms common in their origin and morphological structure. The names of these types may be formed by the addition of an invariable lexical element «carpium» to the stem of the name of the typical genus.

A list of 170 types of fruits for the plants growing in the Middle Zone of the European part of the U. S. S. R. is given.

УДК 581.331.2 : 582.865+582.794

Д. Б. Архангельский

ПЫЛЬЦЕВЫЕ ЗЕРНА СЕМ. *THYMELAEACEAE* и *GONYSTYLACEAE*

С 1 рисунком и 4 таблицами рисунков

(Получено 8 VI 1965)

В современной флоре земного шара сем. *Thymelaeaceae* Jussieu представлено 54 родами и 775—800 видами[1] преимущественно вечнозеленых и листопадных деревьев, кустарников, лиан и трав, распространенных весьма обильно в субтропических, реже в тропических районах. Более молодые по своему происхождению роды довольно широко представлены в зонах умеренного климата. Многолетние и однолетние травы являются редким исключением в семействе. Их насчитывается около 20 видов, относящихся к 5 родам. Наибольшее распространение среди них имеют *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ., *Diarthron linifolium* Turcz. и *D. vesiculosum* C. A. Mey. В австралийском роде *Pimelea* Banks et Soland. известны 5 видов однолетних трав.

На территории Советского Союза произрастает 39 видов кустарников, многолетних и однолетних трав, относящихся к 7 родам *Thymelaeaceae*. Все эти роды относятся к самому крупному и наиболее продвинутому в эволюционном отношении подсемейству — *Thymelaeoideae* Domke.

К сем. *Gonystylaceae* Van-Tieghem относят лишь 3 рода с 29 видами вечнозеленых деревьев. Их распространение указывается только на островах Малайского архипелага (кроме восточной части о. Ява и Малых Зундских островов), а также на Никобарских и Соломоновых островах и на о. Фиджи.

Положение сем. *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae* в системе покрытосемянных растений до сих пор окончательно не установлено. Большинство систематиков рассматривает эти семейства как относящиеся к порядку *Thymelaeales*, который происходит от ближайших предков современных *Flacourtiaceae* DC. Самым близким порядком считается *Euphorbiales*, имеющий общие корни происхождения с порядком *Malvales* (Netolitzky, 1926; Domke, 1934; Joshi, 1936; Eckardt, 1937; Gundersen, 1950; Erdtman, 1952; Benson, 1957; Виноградов, 1958; Takhtajan, 1959; Грушвицкий, 1963). Часто пересматриваются и объемы этих семейств. Мейснер (Meisner, 1857) для сем. *Thymelaeaceae* описал 39 родов и распределил их в двух подсемействах — *Thymeleae* и *Aquilarineae*, которые объединяют 4 трибы и 5 подтриб. Ван-Тигем (Van-Tieghem, 1893), впервые установивший сем. *Gonystylaceae*, считал, что оно представлено тремя родами — *Gonystylus* (Teijsm. et Binnend.) Miq., *Amyxa* Tiegh. и *Asclerum* Tiegh. Другие исследователи (Schlechter, 1906; Baker, 1920; Engler u. Gilg, 1924; White, 1933) полагали, что к этому семейству следует также относить роды

---

[1] В последнем издании энглеровского «Syllabus der Pflanzenfamilien» (Engler, 1964) указывается для этого семейства 48 родов и 650 видов.

Solmsia Baill. и *Lethedon* Spreng. (*Microsemma*). Халлир (Hallier, 1908) считал, что род *Octolepis* Oliv. принадлежит к сем. *Gonystylaceae*. Гильг (Gilg, 1897, 1921) дал расширенный диагноз *Gonystylaceae* как самостоятельного семейства и предложил новую, в отличие от Мейснера, систему сем. *Thymelaeaceae* с разделением его на 7 подсемейств.

В крупной и единственной монографии по систематике семейства *Thymelaeaceae*, написанной Вальтером Домке (Domke, 1934), роды *Gonystylus* и *Amyxa* выделяются лишь как особое подсемейство — *Gonystyloideae*. Роды *Octolepis*, *Solmsia* и *Lethedon* (*Microsemma*) Домке помещает в подсем. *Aquilarioideae*. 4 рода из подсем. *Thymelaeoideae* — *Goodallia* Benth., *Stephanodaphne* Baill., *Linodendron* Griseb., *Lasiadenia* Benth. в системе Домке не имеют более точного систематического положения.

В последние годы появились новые систематические сводки (Airy-Shaw, 1953; Hamaya, 1959, 1963; Ding, 1960), в которых сем. *Thymelaeaceae* рассматривается по системе Домке. По некоторым родам опубликованы монографии (Brecher, 1941—1942; Quisumbing, 1946; Nevling, см. «Литературу»).

Сведения о пыльцевых зернах *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae* в настоящее время еще крайне незначительны. В некоторых публикациях сообщаются весьма кратко данные о пыльце 103 видов, относящихся к 32 родам *Thymelaeaceae*. В палинологической сводке Эрдтмана (Erdtman, 1952) даны лишь очень краткие характеристики пыльцевых зерен 44 видов для 22 родов, но они не могут служить критерием для различения родов, а тем более видов растений. Наиболее полное описание пыльцевых зерен видов и некоторых родов *Thymelaeaceae* представлено в работах Селлинга (Selling, 1947), А. Н. Гладковой (1950), Икузе (Ikuse, 1956), Блэз (Blaise, 1959) и Панелатти (Panelatti, 1960—1961). Микрофотографии пыльцевых зерен известны только для 9 видов (Zander, 1937—1941; Ikuse, 1956; Морфология пыльцы растений Китая, 1960; Erdtman, 1961, 1963).

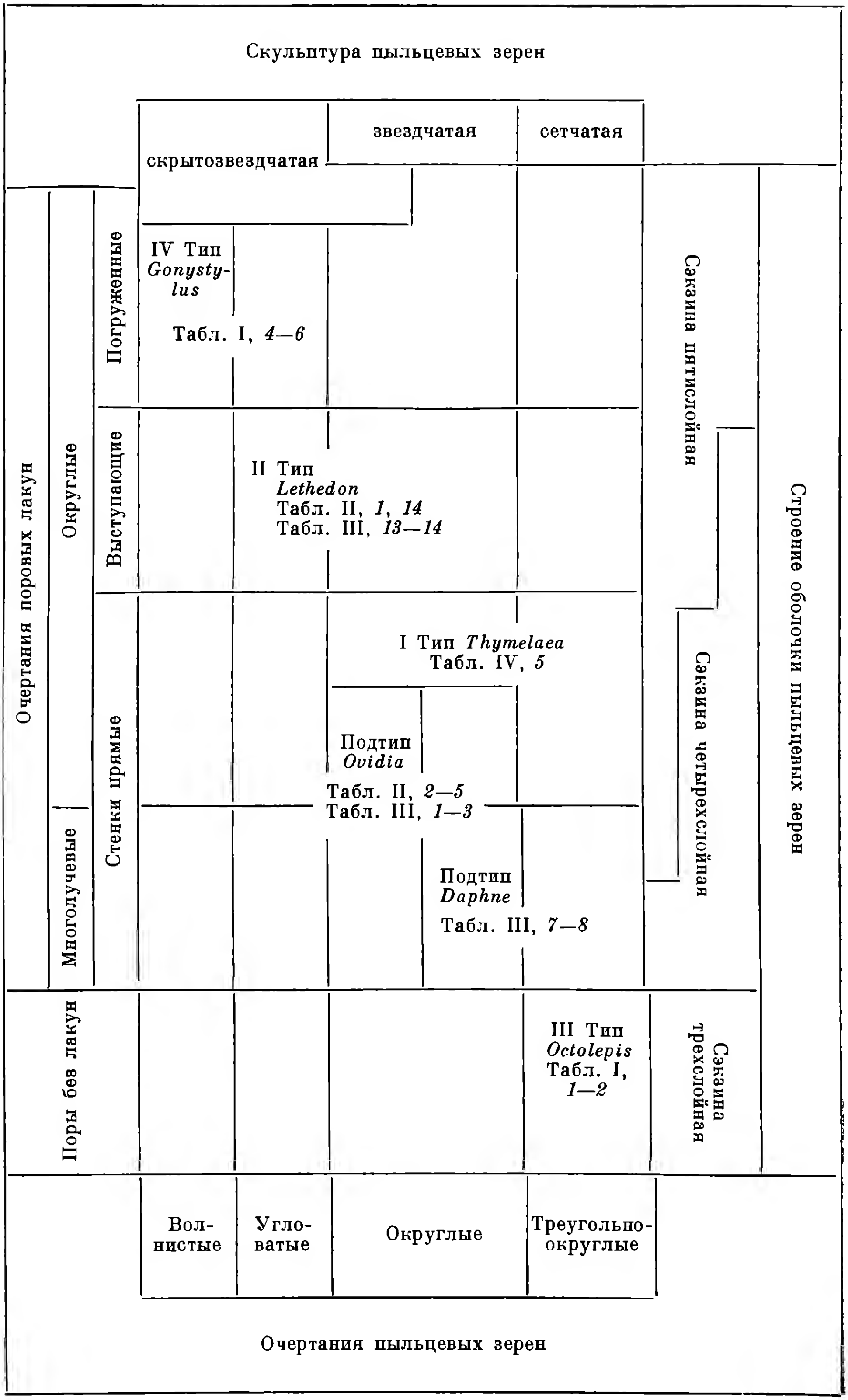
Нами проведено исследование пыльцевых зерен 217 видов, относящихся к 52 родам сем. *Thymelaeaceae* и 3 видов из 2 родов *Gonystylaceae*. Установлены 4 типа пыльцевых зерен по четырем сочетаниям основных морфологических признаков (см. таблицу). Один из типов — *Thymelaea*, наиболее широко представленный в сем. *Thymelaeaceae*, разделяется на 2 подтипа. Пыльцевые зерна *Gonystylaceae* относятся к одному типу — *Gonystylus*.

По строению апертур пыльцевые зерна исследованных семейств определяются как многопоровые. По терминологии Эрдтмана (1952) и Страка (Erdtman a. Straka, 1961) этот же тип апертур называется «полифоратным» («polyforate») и «панпоратным» («panporate»). Лишь у рода *Octolepis* оболочка пыльцевых зерен может быть «зонопоратная» (трехпоровая). Число пор очень изменчиво иногда даже в пределах одного рода. Наименьшее их число — 3—6 имеется у пыльцы *Octolepis*. Самое большое число пор — 60 отмечено у некоторых видов *Gnidia* L. и *Pimelea*. Большинство же родов имеет от 8 до 20 пор. Поры располагаются равномерно на поверхности зерен.

Наибольшую трудность представляет изучение экзины пыльцевых зерен *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*. Оболочка пыльцы этих семейств характеризуется отсутствием мэкзины. Экзина двуслойная (см. рисунок). Нижний слой, или нэкзинная мембрана, очень тонкий, слабо заметный, не окрашиваемый основным фуксином. Сэкзина толстая, многослойная, интенсивно окрашивающаяся. Она состоит из пяти, чаще из четырех и редко из трех слоев. Нижний слой — подстилающий. Над ним располагается столбиковый слой. Столбики могут быть грибовидной, булавовидной, бокаловидной или цилиндрической формы. Головки каждых трех столбиков чаще всего покрыты общим покровом в виде треугольных пластинок. На оптическом разрезе пыльцевого зерна можно видеть и 2 столбика, тогда как 3-й не попадает в поле зрения и располагается под некоторым углом к наблюдаемой поверхности. Встречаются и «линзовидные» или «палочковидные» пластинки, которые лежат только на двух

ТАБЛИЦА 1

Типы пыльцевых зерен сем. *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*


Скульптура пыльцевых зерен
скрытозвездчатая
звездчатая
сетчатая
Очертания поровых лакун
Округлые
Многолучевые
Поры без лакун
Погруженные
Выступающие
Стенки прямые
IV Тип Gonystylus Табл. I, 4—6
II Тип Lethedon Табл. II, 1, 14 Табл. III, 13—14
I Тип Thymelaea Табл. IV, 5
Подтип Ovidia
Табл. II, 2—5 Табл. III, 1—3
Подтип Daphne Табл. III, 7—8
III Тип Octolepis Табл. I, 1—2
Сэкзина пятислойная
Сэкзина четырехслойная
Сэкзина трехслойная
Строение оболочки пыльцевых зерен
Волнистые
Угловатые
Округлые
Треугольно-округлые
Очертания пыльцевых зерен

столбиках. В таком случае головки этих двух столбиков помещаются под двумя концами пластинок (табл. IV, *1*). Очень редко пластинки совсем отсутствуют, и головки столбиков, составляющих стенки ячей сетки, имеют тогда общую покровную пленку (род *Octolepis*). В некоторых случаях над пластинками имеется тонкий или толстый надпокровный слой, который покрывает все зерно или только несколько соседних пластинок. Чаще всего надпокровный слой простирается по сетке над всеми пластинками покрова. У некоторых родов пыльца имеет надпокровные шипы. При отсутствии надпокровного слоя шипы могут располагаться непосредственно на пластинках покрова.

При первом ознакомлении со строением спородермы пыльцы какого-либо вида из этих семейств бывает трудно сразу определить наличие такой сложной организации столбиков и в некоторых случаях возможно принять за один столбик всю покровную пластинку с тремя или двумя столбиками.

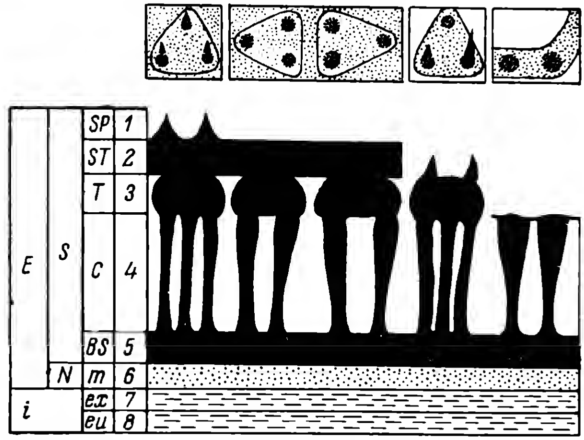


Схема строения оболочки пыльцевых зерен *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae* в оптическом разрезе и с поверхности.

1 — надпокровные шипы (suprategillare processus, *SP*); *2* — надпокровный слой (suprategillum, *ST*); *3* — покровный слой (tegillum, *T*); *4* — столбиковый слой (columellae, *C*); *5* — подстилающий слой (basosexina, *BS*); *6* — мембрана (membranae nexine, *m*); *7* — наружная интина (exintina, *ex*); *8* — внутренняя интина (euintina, *eu*). *E* — экзина; *S* — сэкзина; *N* — нэкзина; *i* — интина.

Пластинки покрова расположены правильными фигурами на поверхности пыльцевых зерен с определенной ориентацией их по отношению друг к другу; они и придают поверхности экзины характерный звездчатый узор. Вокруг пор располагаются поровые звездчатые ячеи. Остальные ячеи непоровые. Поровые ячеи всегда имеют больше пластинок покрова, чем непоровые. Только у пыльцы некоторых видов *Dicranolepis* Planch. и *Linostoma* Wall. непоровые ячеи могут быть образованы большим числом пластинок по сравнению с поровыми ячеями. Число пластинок в ячеях является в большинстве случаев видовым признаком. Ячеи составляют своеобразную сетку на поверхности зерен. В зависимости от плотности расположения ячей и пластинок покрова в них сетка может быть густая или редкая. Характер сетки чаще всего служит диагностическим признаком для секций родов.

Таким образом, по скульптуре экзины пыльцевых зерен исследованные семейства принадлежат к двум основным группам: со звездчатой скульптурой и с сетчатой. Сетчатая скульптура отмечена только у пыльцевых зерен рода *Octolepis*. Формы проявления звездчатой скульптуры очень разнообразны даже в пределах одного рода. Существуют своеобразные переходы от типичной звездчатой к скрытозвездчатой скульптуре.

Сходные типы пыльцевых зерен со звездчатой скульптурой известны в разных группах покрытосемянных растений. Этот же тип скульптуры, определяемый Эрдтманом как кротоноидный, указывается в настоящее время для пыльцы некоторых родов сем. *Euphorbiaceae* J. St.-Hill. и *Buxaceae* Dumort. (Морфология пыльцы растений Китая, 1960; Guinet, 1962; Punt, 1962, и др.). Пыльцевые зерна некоторых родов *Nyctaginaceae* Lindl. и *Cistaceae* Lindl., по всей вероятности, имеют скрытозвездчатую скульптуру (Jean et Pons, 1963; Sharma, 1963).

При изучении пыльцевых зерен *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae* отмечена определенная закономерность перехода от пыльцы с малым числом пор к пыльцевым зернам со многими порами. Пыльцевые зерна однолетних и многолетних растений, а также листопадных кустарников имеют большее число пор по сравнению с вечнозелеными кустарниками и деревьями. Малопоровые пыльцевые зерна, как правило, более крупные, и их поры большего диаметра. Многопоровые зерна по размерам меньше и имеют мелкие поры. Более продвинутые в эволюционном отношении роды и виды имеют пыльцевые зерна с большим числом мелких пор, более толстой экзиной, с густой и мелкой сеткой из большого числа мелких пластинок покрова. Наличие надпокровного слоя в экзине пыльцевых зерен свидетельствует о том, что виды и роды с такими зернами являются наиболее совершенными и занимают самое высокое положение в той или иной систематической группе. Среди родов, которые насчитывают большое число видов, можно обнаружить и установить по их пыльцевым зернам эволюционный ряд от видов, стоящих на более низких ступенях развития, к видам более прогрессивным. Особенно отчетливо это прослеживается в тех систематических группах, у которых пыльцевые зерна имеют многолучевые поровые лакуны. Такие лакуны в процессе своего зарастания представляют последовательный ряд от пятилучевых к двулучевым и округлым лакунам. Пыльцевые зерна одного вида и даже каждое зерно могут иметь такие постепенные переходы от пятилучевых к трехлучевым поровым лакунам. Виды относительно более древние характеризуются пыльцевыми зернами с многолучевыми поровыми лакунами. У видов более молодых по своему происхождению пыльцевые зерна с округлыми поровыми лакунами.

В сем. *Thymelaeaceae* диагностическими признаками для пыльцы отдельных видов являются: размер пор, расстояние между порами, диаметр поровых ячей и число пластинок в них. Роды в большинстве случаев различаются по числу пор и формой поровых лакун. Для секций родов в качестве характерных признаков пыльцевых зерен указываются толщина экзины, размер пластинок покрова и характер образуемой ими сетки. В разных таксономических группах этого семейства значение всех этих признаков, однако, не является постоянным и может изменяться в зависимости от объема той или иной группы.

По пыльцевым зернам оказалось возможным уточнить взаимосвязи родов, систематическое положение которых в системе Домке до сих пор оставалось неопределенным. Возможно установить не только принадлежность их к разным трибам, но и указать роды, с которыми они имеют наибольшее сходство по их пыльце. Так, пыльцевые зерна родов *Linodendron* Griseb., *Lasiadenia* Benth. и *Goodallia* Benth. имеют много общего с пыльцой родов из трибы *Daphneae* (подтриба *Daphnopsinae*). Наиболее близкое сходство они обнаруживают с пыльцевыми зернами родов *Dirca* L. и *Ovidia* Meisn. Пыльца *Stephanodaphne* Baill. имеет близкое сходство с зернами *Synaptolepis* Oliv. На возможность связи этих родов указывал и Домке. Однако пыльцевые зерна этих родов, относящихся к подтрибе *Dicranolepidinae* Domke, очень отличаются от пыльцы *Dicranolepis*. Их пыльца обнаруживает большее сходство с родами подтрибы *Linostomatinae* Domke. Подтриба *Linostomatinae* и роды *Synaptolepis*, *Stephanodaphne* и *Craterosiphon* Gilg по пыльце представляют родственную группу и, очевидно, имеют непосредственные связи с подсем. *Aquilarioideae* s. str. (только роды *Aquilaria* Lam., *Gyrinops* Wall., *Gyrinopsis* Decne.). Роды *Lethedon* и *Solmsia*, рассматриваемые Домке в подсем. *Aquilarioideae*, по всей вероятности, заслуживают выделения их в особое подсемейство. К этой же группе по типу пыльцевых зерен относится и род *Daphnimorpha* Nakai, рассматриваемый Хамайя (Hamaya, 1959) в системе трибы *Daphneae*. В то же время Хамайя указывает на основании морфолого-анатомического исследования вегетативных органов и по пыльцевым зернам, что этот род резко отличается от других родов этой трибы. Можно предположить также, что роды *Lethedon*, *Solmsia* и *Daphnimorpha* имеют тесные связи с сем. *Gonystylaceae*. Их сходство подтверждается также анатомическими исследованиями Меткафа и Чока (Metcalfe a. Chalk, 1950), которые

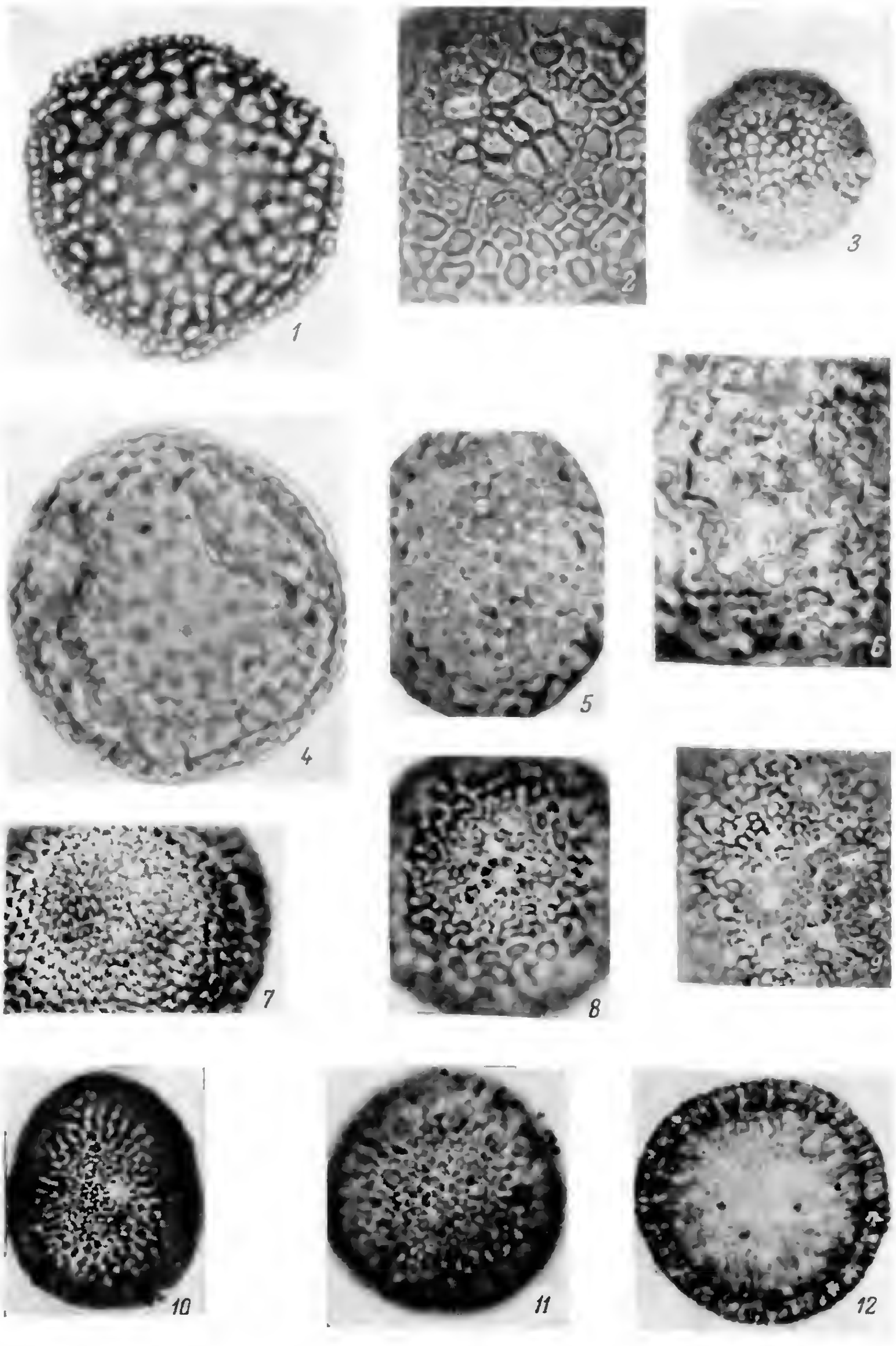


ТАБЛИЦА I

1 — *Octolepis macrophylla* Gilg, № 608, общий вид; *2* — *O. dinklagei* Gilg, № 4365— скульптура; *3* — *Passerina vulgaris* Thoday, Herb. Schrader, скульптура; *4, 5*— *Amyxa pluricornis* (Radlk.) Domke, № 1563, общий вид и скульптура; *6* — *Gonystylus bancanus* (Teijsm. et Binnend.) Miq., № 3136, скульптура; *7* — *Funifera grandifolia* Domke, № 553, скульптура; *8* — *Lophostoma ovatum* Meisn., № 1461, скульптура; *9* — *Linostoma decandrum* Wall., № 648, скульптура; *10* — *Synaptolepis oliverniana* Gilg, № 476, скульптура; *11, 12* — *Pimelea alpina* F. Muell., *Victoria*, F. v. Mueller.

Все микрофотографии (табл. I—IV) сделаны с помощью микроскопа МБИ-6 при увеличении в 1000 раз.

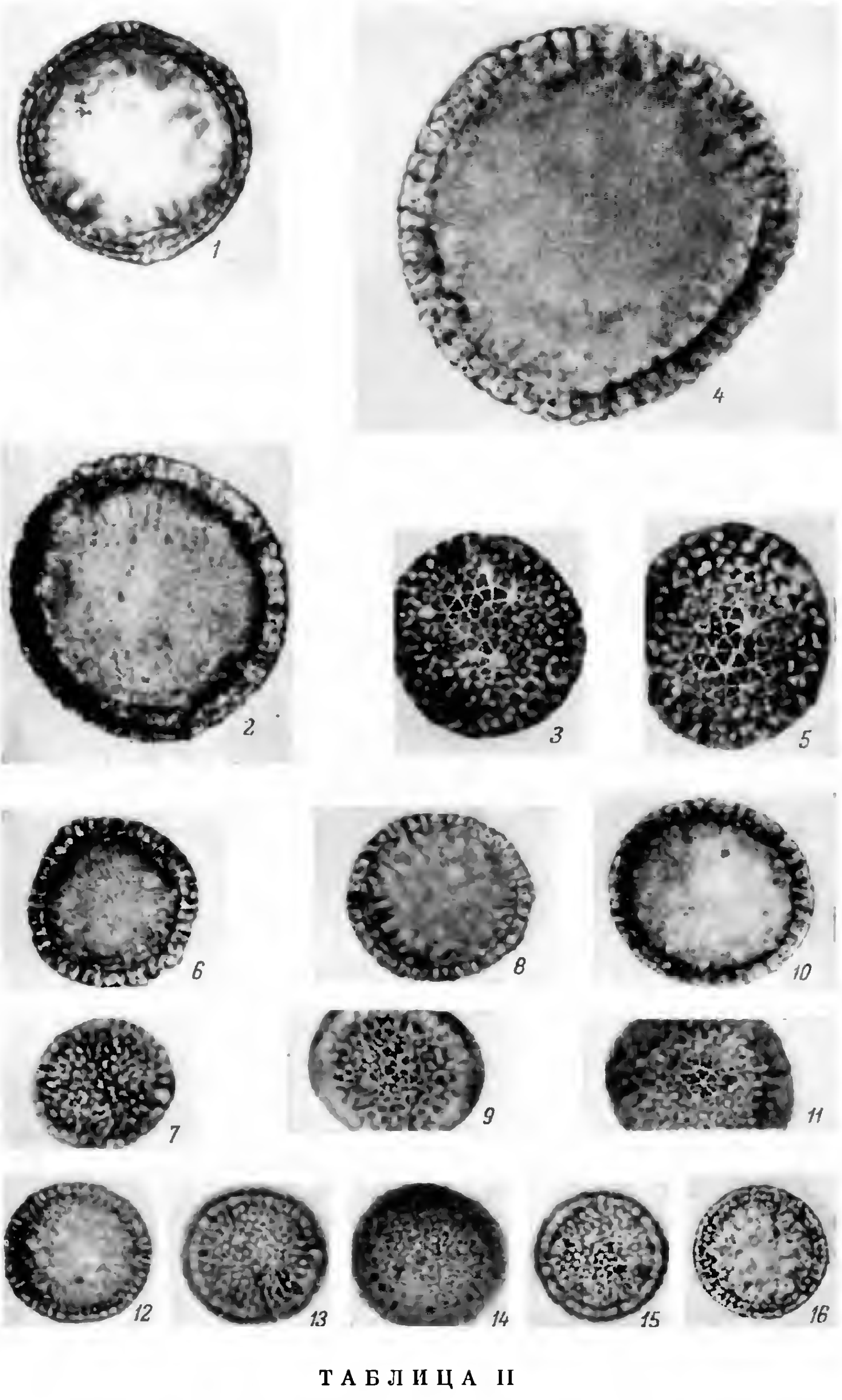


ТАБЛИЦА II

1 — Lethedon (Microsemma) oblonga (Schl.) Kosterm., № 15117, общий вид; *2, 3 — Ovidia pillopillo* Meisn., № 530, общий вид и скульптура; *4, 5 — O. andina* Meisn., Chili, Poeppig, скульптура и общий вид; *6, 7 — Aquilaria malaccensis* Lam., Культ., общий вид и скульптура; *8, 9 — Gyrinopsis citrinaecarpa* Elmer, № 13566, Typus, общий вид и скульптура; *10, 11 — Kelleria dieffenbachii* (Hook.) Endl., № 225, общий вид и скульптура; *12, 13 — Stellera concinna* Edgew., № 5942, общий вид и скульптура; *14 — Solmsia chrysophylla* Baill., № 230, скульптура; *15, 16 — Restella albertii* Pobed., VI, 1883, A. Regel, скульптура и общий вид.

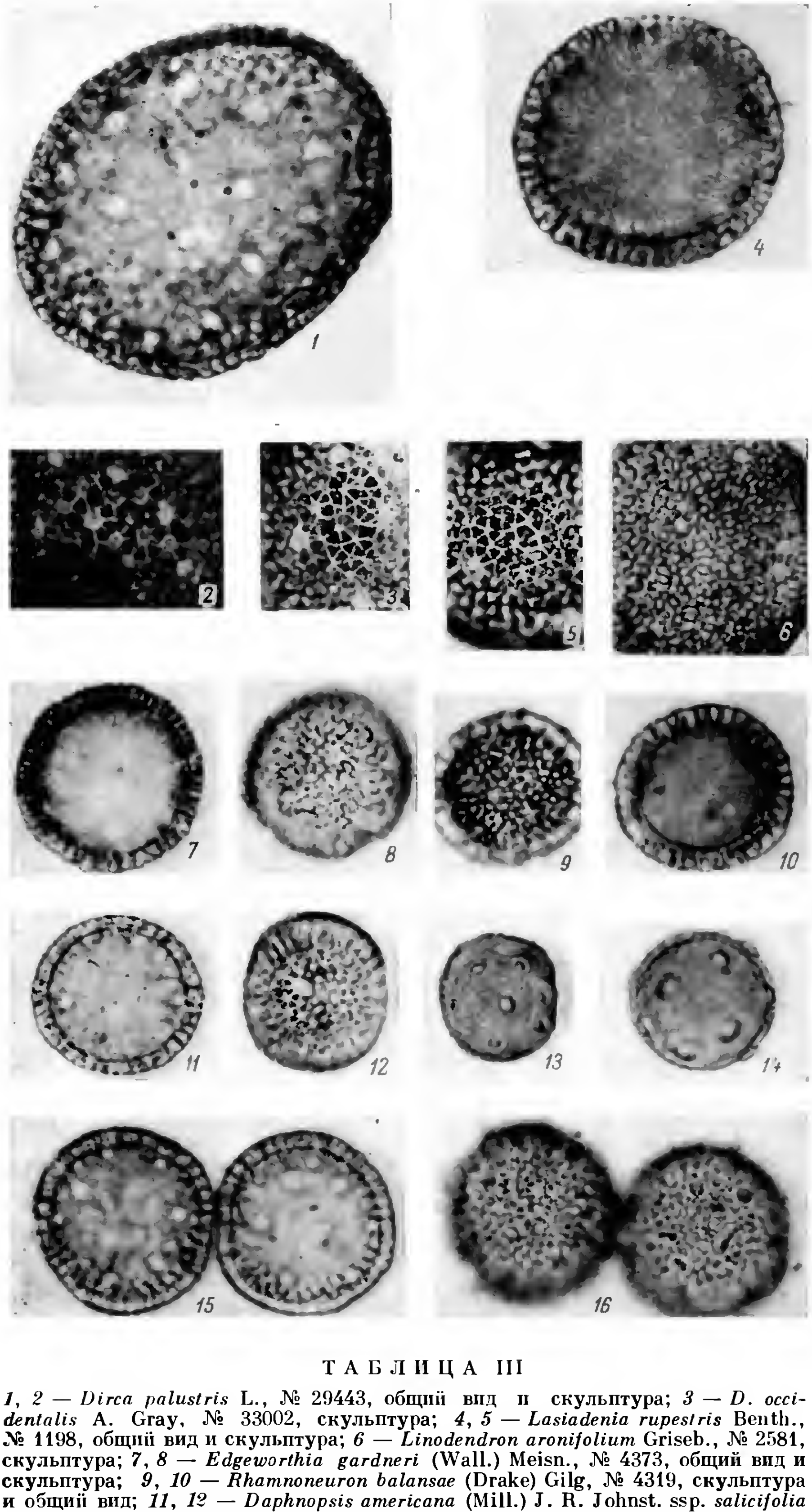


ТАБЛИЦА III

1, *2* — *Dirca palustris* L., № 29443, общий вид и скульптура; *3* — *D. occidentalis* A. Gray, № 33002, скульптура; *4*, *5* — *Lasiadenia rupestris* Benth., № 1198, общий вид и скульптура; *6* — *Linodendron aronifolium* Griseb., № 2581, скульптура; *7*, *8* — *Edgeworthia gardneri* (Wall.) Meisn., № 4373, общий вид и скульптура; *9*, *10* — *Rhamnoneuron balansae* (Drake) Gilg, № 4319, скульптура и общий вид; *11*, *12* — *Daphnopsis americana* (Mill.) J. R. Johnst. ssp. *salicifolia* (HBK) Nevl., №524, общий вид и скульптура; *13* — *Daphnimorpha capitellata* (Hara) Nakai, № 340h, скульптура; *14* — *D. kudoi* (Makino) Nakai, № 176, общий вид; *15*, *16* — *Englerodaphne leiosiphon* Gilg, № 2751, общий вид и скульптура.

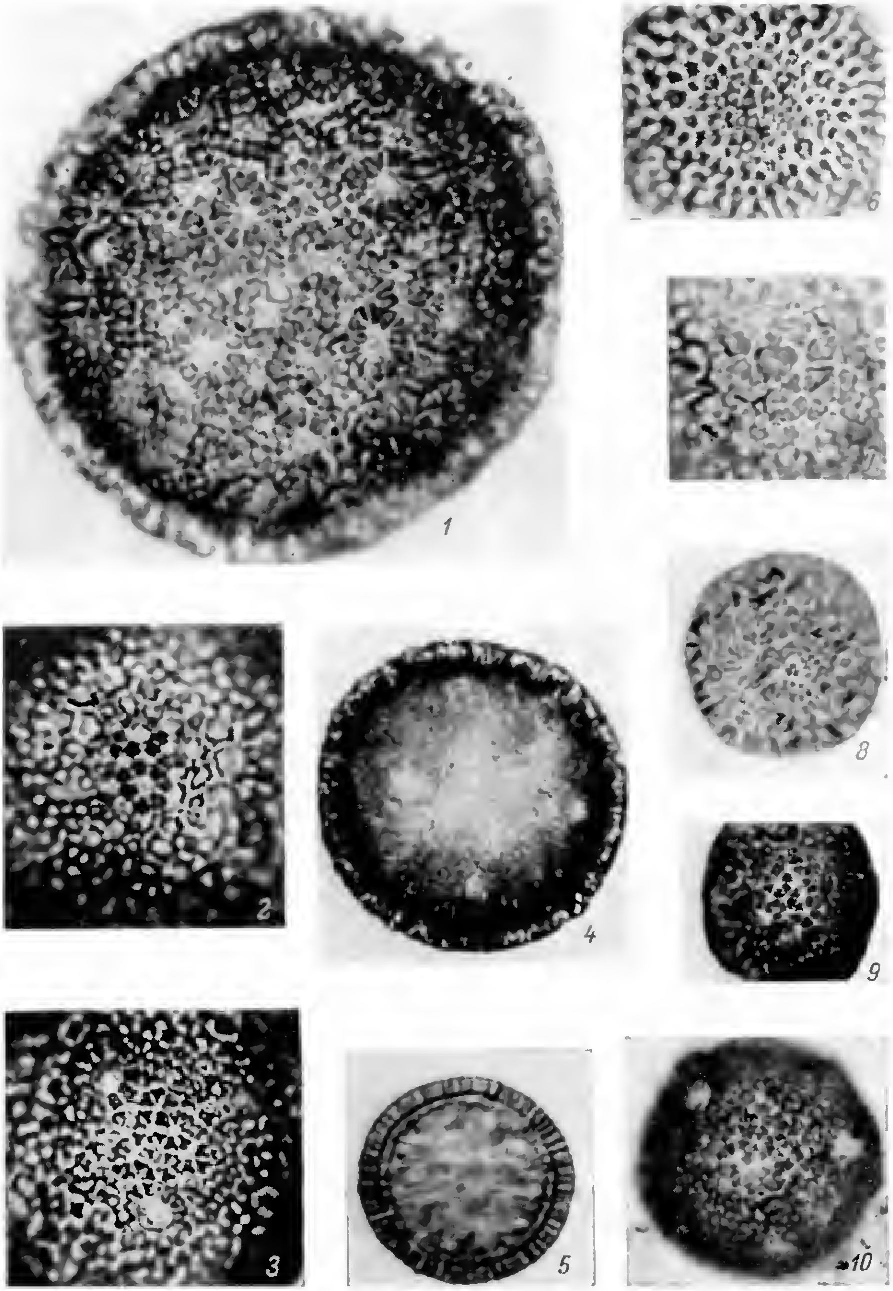


ТАБЛИЦА IV

1 — *Dicranolepis pulcherrima* Gilg, № 321, скульптура; *2* — *Oreodendron biflorum* C. T. White, № 1499, скульптура; *3* — *Dicranolepis buchholzii* Gilg, № 803, скульптура; *4* — *Lophostoma ovatum* Meisn., № 1461, общий вид; *5* — *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ. А. Гроссгейм и др., общий вид; *6* — *Cryptadenia ciliata* Meisn., Africa austr., Drege, скульптура; *7* — *Phaleria octandra* Baill., № 2613, скульптура; *8* — *Lachnaea striata* Meisn., Africa austr. Drege, скульптура; *9* — *Lagetta lintearia* Lam., № 2577, скульптура; *10* — *Dais cotinifolia* L., № 806, скульптура.

ТАБЛИЦА 2

Детали морфологического строения оболочек пыльцевых зерен родов *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*

№ п/п	Роды	Размер пыльцевых зерен (в μ)	Тип зерен	Число пор, их размер (в μ)	Расстояние между порами (в μ)	Очертания поровых лакун	Толщина экзины (в μ)	Форма столбиков, их размер (в μ)	Скульптура	Размер пластинок (в μ)
	Сем. *Thymelaeaceae* Jussieu									
1	*Gyrinopsis* Decne.	22.4—33.6	Ia	8; 1.2—1.5	8.4—12.0	3—2	2.4—4.2, редко с шипами	Ц, 1.4—4.2	Зв	1.2—1.5
2	*Aquilaria* Lam.	22.4—28.0	Iб	12; 1.2—1.8	5.6—8.4	Окр	2.1—2.4, редко с шипами	Бк, 0.9—1.4	»	0.6—1.8
3	*Gyrinops* Gaertn.	28.0—33.6	Iб	10; 3.6	7.2—8.0	»	3.0	Бк, 3.0	»	0.9—1.2
4	*Daphne* L.	19.6—30.8 (42.0)	Ia	12, 8, 16; 0.3—0.96 (2.30)	1.2—8.4	5—3	1.5—3.4 (4.2), редко шипы, 0.4—0.6	Ц, Бк, Бл, 0.8—2.4	»	0.5—1.8
5	*Wikstroemia* Endl.	22.4—30.8	Ia	10—12; 0.9—1.2	4.8—5.6	5—3	2.4—3.0	Бк, 1.4—2.4	»	0.6—1.2
6	*Diplomorpha* (Meisn.) C. A. Mey.	18.2—25.2 (28.0)	Ia	14—20; 0.6—0.9	3.6—4.8 (5.6)	5—2	1.8—2.4 (3.0), редко шипы 0.6—0.7	Ц, 0.9—1.5	»	0.6—0.9 (1.2—1.5)
7	*Restella* Pobed.	16.2 (19.6—22.4)	Ia	16; 1.2—1.5	4.2—4.9	5—4	До 2.4	Бк, до 1.2	»	0.6—0.9
8	*Stellera* L.	19.6—28.0	Ia	14—18; 1.2—1.5	4.0—5.6	4—2	3.0	Ц, 1.5—1.8	»	0.9—1.5
9	*Dendrostellera* Tiegh.	15.8—28.0	Ia	14, 12, 16; 0.6—2.4	3.6—7.0	5—2	2.4—3.0	Ц, 1.2—1.8	»	0.4—1.2
10	*Stelleropsis* Pobed.	22.4—29.2	Ia	12; 1.2—1.5	4.2—7.0	3—2	2.4—3.0 (3.6)	Ц, 1.2—1.8	»	0.6—2.4
11	*Diarthron* Turcz.	16.8—30.8	Ia	18; 0.9—1.0	2.8—4.8	5—4	2.34—3.6	Ц, 1.5—2.4	»	0.5—0.6
12	*Struthiola* L.	16.8—25.2 (28.0—30.8)	Iб	24; 0.6—1.2	2.8—6.0	Окр	2.4—3.0, редко с шипами 0.6	Бк, 1.5—2.4	»	0.9—2.0
13	*Arthrosolen* C. A. Mey.	16.8—19.2	Iб	24; 0.6	3.0—3.6	»	2.4—3.0	Ц, 1.8	Скрав	До 0.6
14	*Daphnimorpha* Nakai	19.2—25.2	II	16—18; 0.6—1.2	4.8—7.0	»	1.2—1.8	Ц, 0.6—1.2	»	До 0.6
15	*Solmsia* Baill.	25.2—31.2	II	10; 1.2	4.8—11.2	»	2.4, шипы 0.6	Ц, 1.2—1.6	»	0.6—1.2
16	*Lethedon* Spreng. (*Microsemma* Labill.)	33.6—41.0	II	8; 1.2	14.0—20.7	»	2.4, шипы 0.6	Ц, 1.2	»	До 0.9
17	*Enkleia* Griff.	28.0—30.8	Iб	12; 0.9	5.6—7.0	»	3.0	Ц, до 1.5	Зв	0.9—1.0
18	*Craterosiphon* Engl. et Gilg	35.2—44.8	Iб	24; до 1.2	6.0—8.4	»	1.8	Ц, 2.4	»	До 0.6

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п/п	Роды	Размер пыльцевых зерен (в μ)	Тип зерен	Число пор, их размер (в μ)	Расстояние между порами (в μ)	Очертания поровых лакун	Толщина экзины (в μ)	Форма столбиков, их размер (в μ)	Скульптура	Размер пластинок (в μ)
19	*Stephanodaphne* Baill.	44.8—47.6	Iб	16; 1.2	8.4—10.8	Окр	4.2	Ц, 3.0	Зв	1.2—1.5
20	*Synaptolepis* Oliv.	39.2—41.0	Iб	16; 1.5	8.4—11.2	»	3.0	Ц, до 2.4	»	До 1.2
21	*Rhamnoneuron* Gilg	28.0—33.6	Iб	16; 1.2—1.8	4.8—5.6	»	3.6, шипы 0.6	Бк, до 2.4	»	1.2
22	*Eriosolena* Blume	33.6—35.0	Ia	16; 1.2—1.5	2.8—3.4	(3)—2	4.2—4.8	Бк, до 2.4	»	До 2.4
23	*Edgeworthia* Meisn.	33.6—40.0	Ia	10—16; 0.7—1.2	5.6—8.4	5—3	3.0—3.6	Бк, 1.8—2.4	»	1.08—1.3
24	*Schoenobiblus* C. Mart. et Zucc.	28.0—33.6	Iб	12—16; 1.2	5.6—8.4	Окр	2.4—3.0	Ц, 1.2—1.5	»	До 1.2
25	*Goodallia* Benth.	36.0—38.4	Iб	10; 1.2	11.2	»	2.4—3.6	Ц, 1.2	»	0.9—1.2
26	*Lagetta* Juss.	31.0—40.0	Iб	8—10; 1.8—2.4	12.6—14.0	»	2.8—3.0, с шипами 0.6 или без шипов	Бл, до 1.5	»	До 1.6
27	*Daphnopsis* C. Mart. et Zucc. .	19.6—33.6	I	12—18; 0.9—1.8	4.2—8.4	2 или окр	2.4—3.6, иногда с редкими шипами 0.6	Бк, 1.4—2.1	»	1.2—1.5 (0.9—2.4)
28	*Linodendron* Griseb.	44.8—56.0	I	12; 1.2—2.4	6.0—17.0	То же	3.6—4.8	Бк, 1.8—3.6	»	1.0—2.4
29	*Lasiadenia* Benth.	39.2—42.0	Iб	12; 1.2	9.6—15.6	Окр	3.6—4.8	Гр, 1.8—2.0	»	До 1.2
30	*Ovidia* Meisn.	41.6—50.0	Iб	12—14; 1.8—2.4	6.0—12.0	»	3.0—3.6	Гр	»	1.2—2.4
31	*Thymelaea* P. Miller	19.6—39.2	I	12—24; 0.9—1.5	3.2—8.4	Окр или 4—2	2.4—4.2, с шипами 0.6 или без шипов	Ц, Бк, 1.2—3.0	»	0.6—1.8
32	*Pimelea* Banks et Soland. . .	27.6—53.8	Iб	28—40, 60; 0.6—1.5	2.1—7.0	Окр	2.4—4.8, редко с шипами 0.3—0.4, в основании 0.6	Ц, 1.2—1.8	Скрзв или зв	0.9—1.8
33	*Atemnosiphon* Leandri	42.0—44.8	Iб	16; 1.2	3.6—4.8	»	4.8	Ц, 3.0	Зв	1.2
34	*Lasiosiphon* Fresen.	28.0—42.0	Iб	18; 1.2—1.8	4.2—8.4	»	2.8—3.6	Ц, 1.5—2.1	»	0.9—1.5
35	*Dais* L.	42.0—47.6	Iб	30; 1.8—2.4	6.0	»	5.4	Ц, 3.6—4.0	»	1.2—1.5
36	*Gnidia* L.	22.4—50.4	Iб	60; 12—32	2.4—4.8	»	3.6—4.2, редко с шипами 0.6—1.2	Гр, Ц, 1.4—3.0	Зв или скрзв	1.2—2.4
37	*Englerodaphne* Gilg	28.0—33.6	Iб	16; 1.8	4.2—5.6	»	3.6	Ц, 2.4	Зв	1.2
38	*Lachnaea* L.	22.4—50.4	Iб	16—36	2.8—8.4	»	2.4—4.8	Ц, 1.5—3.0	Зв или скрзв	0.9—2.4
39	*Passerina* L.	28.0—36.4	Iб	12 или 16; 0.6—1.2	4.2—8.4	»	2.4—3.0	Ц, Бк, 1.0—1.6	Скрзв	0.4—0.9

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п/п	Роды	Размер пыльцевых зерен (в μ)	Тип зерен	Число пор, их размер (в μ)	Расстояние между порами (в μ)	Очертания поровых лакун	Толщина экзины (в μ)	Форма столбиков, их размер (в μ)	Скульптура	Размер пластинок (в μ)
40	*Chymococca* Meisn.	33.6—36.4	Iб	20; 1.2	3.6—4.8	Окр	1.8	Бл, 0.9	Скрзв	1.2
41	*Drapetes* Banks	28.0—36.4	Iб	20; 1.2—1.8	4.2—8.4	»	2.4—3.6	Гр, 1.2—1.8	Зв	0.6—1.5
42	*Kelleria* Endl.	28.0—33.6	Iб	20; до 1.2	3.6—4.8	»	2.4—3.0	Ц, 1.5	»	1.2—1.5
43	*Octolepis* Oliv.	36.4—70.0	III	3—6; 2.4—3.6	19.6—30.0	Поры без лакун	2.4—3.0	Ц, 1.8—2.4	Сетчат	
44	*Dicranolepis* Planch.	50.4—103.6	Iб	12—24; 2.4—4.8	8.4—19.6	Окр	3.6—4.8	Бл, 2.1—3.6	Зв	1.8—4.8
45	*Linostoma* Wall.	53.2—61.6	Iб	10; 1.8—2.4	12.0—14.0	»	4.8, шипы 1.2	Ц, 3.6	»	1.2—1.8
46	*Lophostoma* Meisn.	47.6—56.8	Iб	16; 2.4	До 17.0	»	3.0	Бк, 2.0	»	0.9—1.2
47	*Peddiea* Meisn.	36.4—56.0	Iб	14—16; 1.2—2.4	8.4—11.2	»	2.4—3.6	Ц, 1.2—2.4	Зв и скрзв	0.6—1.5
48	*Oreodendron* C. T. White	42.0—58.8	Iб	10; до 3.0	11.2	»	3.0	Бк, 1.5	Зв	1.8—2.4
49	*Phaleria* W. Jack	42.0—70.0	Iб	10—16; 1.2—3.6	10.8—22.4	Окр или 2	3.6—5.0	Гр, 1.8—2.2	»	До 3.6
50	*Dirca* L.	49.9—79.0	Iб	40; 2.3—3.2	6.0—14.0	Окр	2.4—3.6	Гр, 1.5—1.8	»	1.8—2.4
51	*Funifera* Leandro	44.8—56.0	Iб	24; 1.2—1.8	5.6—8.4	»	4.2—4.8, иногда с шипами 0.2—0.3	Бк, 2.7—3.0	»	0.9—1.5
52	*Cryptadenia* Meisn.	28.0—61.6	Iб	16—18; 1.2—2.4	5.6—11.2	»	2.4—3.6	Бк, 1.5—2.0	»	0.9—2.4
	Сем. *Gonystylaceae* Van-Tieghem									
53	*Amyxa* Tiegh.	39.2—45.9	IV	18; 1.2	8.4—11.2	Окр	3.6 с шипами 0.8	Гр. 1.8	Скрзв	1.2—1.8
54	*Gonystylus* (Teijsm. et Binnend.) Miq.	47.6—56.0	IV	12 или 16;	8.4—14.0	»	2.4—3.0 с шипами 0.6	Ц, до 1.5	»	До 1.2

Примечание. **Типы пыльцевых зерен:** I — тип *Thymelaea;* Iа — подтип *Daphne*; Iб — подтип *Ovidia*; II — тип *Lethedon*; III — тип *Octolepis*; IV — тип *Gonystylus*. **Очертания поровых лакун:** 5—2 — многолучевые; окр — округлые. **Форма столбиков:** Ц — цилиндрическая; Бк — бокаловидная; Бл — булавовидная; Гр — грибовидная. **Скульптура:** Зв — звездчатая; Скрзв — скрытозвездчатая; Сетчат — сетчатая.

считали роды *Lethedon* и *Solmsia* аномальными в системе сем. *Thymelaeaceae.*[1]

Таким образом, морфология пыльцевых зерен исследованных семейств подтверждает целесообразность выделения родов *Gonystylus* и *Amyxa* вместе с родом *Aëtoxylon* Airy-Shaw в самостоятельное сем. *Gonystylaceae*, имеющее несомненно общие корни происхождения с *Thymelaeaceae*. Вопрос об отнесении рода *Octolepis* к сем. *Thymelaeaceae* может быть решен, вероятно, только после исследования пыльцы всех его видов.

Данные палинологии о сем. *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae* свидетельствуют о близких связях их с сем. *Euphorbiaceae* (подсем. *Crotonoideae*) и *Buxaceae*. Дальнейшие палинологические исследования должны показать, возможны ли филогенетические связи этих семейств с современными представителями *Centrospermae*.

В заключение приводим описание пыльцевых зерен исследованных семейств и даем сводную таблицу описаний пыльцы их родов (табл. 2).

Семейство *Thymelaeaceae* Jussieu.[2] Пыльцевые зерна шаровидные, в очертании округлые, реже угловатые или треугольно-округлые, 8—40-поровые, редко 3—6- или 60-поровые, мелкие, средние или крупные, от 15.0 до 104.0 μ в диаметре. Поры 0.3—4.8 μ, расстояние между порами от 1.2 до 22.4 μ, редко до 30.0 μ. Мембраны пор гладкие, реже зернистые. Экзина 1.8—5.4 μ толщины. Сэкзина из четырех, редко пяти или трех слоев, чаще без шипов, реже с шипами 0.6—1.2 μ. Столбики булавовидные, бокаловидные, грибовидные или цилиндрические, от 0.6 до 3.0 μ в длину. Скульптура звездчатая или скрытозвездчатая, редко сетчатая (только род *Octolepis*). Поровые лакуны многолучевые или округлые, с прямыми или выступающими стенками, редко поровые лакуны отсутствуют (только род *Octolepis*). В поровых звездчатых ячеях от 5 до 18 пластинок покрова. Размер пластинок от 0.4 до 2.4 μ. Надпокровный слой часто представлен мелкими или крупными наплывами над несколькими пластинками покрова или по всей сетке, реже отсутствует или покрывает все зерно.

Семейство *Gonystylaceae* Van-Tieghem.[3] Пыльцевые зерна шаровидные, в очертании волнистые, 12—18-поровые, средние или крупные, от 39.0 до 56.0 μ в диаметре. Поры 0.6—1.2 μ, расстояние между порами 8.4—14.0 μ. Мембраны пор гладкие или слабо зернистые. Экзина 2.4—3.6 μ толщины. Сэкзина из пяти слоев, с шипами 0.6—0.8 μ. Столбики цилиндрические или грибовидные, от 1.5 до 1.8 μ в длину. Скульптура скрытозвездчатая. Поровые лакуны округлые, с погруженными стенками. Размер видимых пластинок покрова от 1.2 до 1.8 μ. Надпокровный слой прерывистый или сплошной, толстый.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов И. С. (1960). Сокращенное изложение системы покрытосеменных. Пробл. бот., III. — Гладкова А. Н. (1950). Сем. *Thymelaeaceae* — Ягодковые, в кн.: «Пыльцевой анализ» под ред. И. М. Покровской. — Грушвицкий И. В. (1963). Подземное прорастание и функции семядолей. Бот. журн., 6. — Костерманс А. (1963). Что такое *Lethedon* Spreng. (*Thymelaeaceae*) ? Бот. журн., 6. — Морфология пыльцы растений Китая. (1960). (на китайском яз.). — Победимова Е. Г. (1949). Волчниковые — *Thymelaeaceae* Adans., «Флора СССР», 15. — Тахтаджян А. Л. (Takhtajan A.) (1959). Die Evolution der Angiospermen; (1964). The Taxa of the Higher Plants above the Rank of Order, Taxon, 13 (5), 160—164. — Airy-Shaw H. K. (1953). *Thymelaeaceae—Gonystyloideae*, in Flora Malesiana, 4, 4 : 349—365. — Baker E. G. (1920). Plants from New Caledonia. Journ. Linn. Soc. Bot., 45 : 274, 279. — Benson L. (1957). Plant classification. — Berg O. C. a. C. F. Schmidt. (1858—1863). Darstellung und Beschreibung, 4. —

---

[1] По неопубликованным данным М. А. Барановой, устьичный аппарат *Lethedon* и *Solmsia* такого же типа, как у *Gonystylaceae*, а именно, актиноцитный.

[2] Пыльцевой материал отобран в Гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде, и препараты хранятся в Спservices Споротеке этого института. Осталась неизученной пыльца двух монотипных родов *Synandrodaphne* Gilg и *Deltaria* Steenis. За предоставленную нам возможность исследовать роды *Atemnosiphon* Leandri, *Goodallia*, *Schoenobiblus* Mart. et Zucc., *Stephanodaphne*, *Oreodendron* White, *Daphnimorpha* и *Diplomorpha* C. A. Mey. выражаем искреннюю благодарность профессорам Обревилю (A. Aubreville, France), Хамайя (T. Hamaya, Japan) и Эверисту (S. L. Everist, Australia).

[3] Пыльцевые зерна монотипного рода *Aëtoxylon* Airy-Shaw нами не изучались.

Bertsch K. (1942). Lehrbuch der Pollenanalyse. — Blaise S. (1959). Contribution a l'etude caryologique et palynologique de quelques *Thymelaeacees.* Revue Generale de Botanique, 66, 781 : 109—161. — Brecher G. (1941—1942). A *Thymelaea* — Genusz es Fajai. Index Horti botanical Universitatis Budapestinensis, 5 : 57—116. — Cranwell L. M. (1942). New Zealand Pollen studies. I. Key to the pollen grains of families in the native flora. Rec. Auckl. Inst. a. Mus., 2, 6 : 280—308. — Cruickshank R. H. (1953). Chromosome numbers in the genus *Pimelea.* Pap. a. Proc. Roy. Soc. Tasmania, 87 : 13—16. — Ding H. (1960). *Thymelaeaceae*, in Flora Malesiana, ser. I, 6, 1 : 1—48. — Domke W. (1934). Untersuchungen über die systematische und geographische Gliederung der Thymelaeaceen nebst einer Neubeschreibung ihrer Gattungen. Bibl. Bot., 111. — Eckardt T. (1937). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeciums. Nova Acta Leop. Carol. (N. F.), 5, 26 : 1—112. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien, 2. Angiospermen : 316—322. — Engler A. u. E. Gilg. (1924). Syllabus der Pflanzenfamilien, 9—10, A. — Erdtman G. (1946). Pollen Morphology and Plant Taxonomy. II. Notes on various families. Svensk. bot. Tidskr., 40, 1 : 77—84. — Erdtman G. (1947). Do you collect pollen?. Journ. N. Y. Bot. Gard., 48, 575 : 245—253. — Erdtman G. (1952). Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. (An introduction to Palynology). — Erdtman G. (1963). Introduktion till Palynologin. — Erdtman G., B. Berglund a. J. Praglowski. (1961). An introduction to Scandinavian pollen flora. Grana Palynologica, 2, 3 : 3—92. — Erdtman G. a. H. Straka. (1961). Cormophyte spore classification. Geol. Fören. Förhandl., 83, 1 : 65—78. — Fischer H. (1890). Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. — Fritsche J. (1832). Beiträge zur kenntnis des Pollen, 1. — Gilg E. (1897). *Gonystylaceae.* In Engler u. Prantl, Die Nat. Pflanzenfam. Nachtrage, III, 6 : 231—232. — Gilg E. (1921). Über die Phylogenese der *Thymelaeaceae.* Ber. Freien Verein fur Pflanzengeographie u. systematische : 60—68. — Guinet Ph. (1962). Pollens d'Asie Tropicale, Fasc. 1, Trav. sec. Sci. et Techn., V. — Gundersen A. (1950). Families of Dicotyledons. — Hallier H. (1908). Über *Juliania.* Beih. Bot. Centralbl., 23, 2, 2. — Hamaya T. (1959). Dendrological studies of the Japanese and some foreign genera of *Thymelaeaceae.* Bull. Tokyo Univ. Forests, 55 : 1—80. — Hamaya T. (1963). Taxonomical notes on *Daphneae* (*Thymelaeaceae*). Acta Horti Gotoburgensis, 26 : 63—99. — Hansgirg A. (1897). Beiträge zur Biologie u. Morphologie des Pollens, Sitzungsberichte Kön. böhm. Ges. Wissen., 1, 23 : 1—76. — Heinig K. H. (1951). Studies on the floral morphology of the *Thymelaeaceae.* Amer. Journ. Bot., 38, 2 : 113—132. — Ikuse M. (1956). Pollen grains of Japan. — Jean M.-T. a. A. Pons. (1963). Contribution a l'étude palynologique des Cistacees de la flore de France. Ann. Sci. Nat. Bot. et Biol., ser. 12, 4, 1 : 159—204. — Joshi A. C. (1936). Anatomy of the flowers of *Stellera chamaejasme.* Journ. Indian Bot. Soc., 15 : 77—86. — Lecomte H. (1915). A propos de quelques generes de Thymeleacees. Bull. Mus. d'hist. nat., 21, 7 : 291—296. — Meisner C. F. (1855). *Thymelaeaceae*, in C. F. Martius, Flora Brasiliensis, Fasc. 14 : 60—72. — Meisner C. F. (1857). *Thymelaeaceae*, in De Candolle, Prodromus syst. Nat. regni veget., 14 : 493—605. — Metcalfe C. R. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons : 1169—1178. — Mohl H. (1834). Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. — Nakai T. (1937). Notulae ad Plants Asiae orientalis, IV. Journ. Jap. Bot., 13 : 880—892. — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen. — Nevling L. I. (1959). A revision of the genus *Daphnopsis.* Ann. Missouri Bot. Gard., 46, 4 : 257—358. — Nevling L. I. (1961a). A revision of the Asiatic Genus *Linostoma* (*Thymelaeaceae*). Journ. Arnold Arb., 42, 3 : 295—320. — Nevling L. I. (1961б). A revision of the Asiatic Genus *Enkleia* (*Thymelaeaceae*). Journ. Arnold Arb. 42, 4 : 373—396. — Nevling L. I. (1962). The *Thymelaeaceae* in the Southeastern United States. Journ. Arnold Arb., 43, 4 : 428—434. — Nevling L. I. (1963). A revision of the genus *Lophostoma* (*Thymelaeaceae*), Journ. Arnold Arb., 44, 2 : 143—164. — Nevling L. I. (1964). Note on the genus *Ovidia.* Darwiniana, 13, 1 : 72—86. — Panelatti C. (1961). Quelques resultats de palynologie analytique et descriptive pour le Maroc. Trav. Inst—Sci. cherif., ser. Bot., 23 : 6—84. — Punt W. (1962). Pollen morphology of the *Euphorbiaceae* with special reference to taxonomy. — Quisumbing E. (1946). A critical study of Philippine species of the tribe *Aquilarieae*, family *Thymelaeceae.* Journ. Arnold Arb., 27, 4 : 401—407. — Schlechter R. (1906). Beiträge zur Kenntnis der Flora von Neu-Kaledonien. Bot. Jahrb., 39, 1—2 : 1—274. — Selling O. (1947). Studies in Hawaiian pollen statistics, Part II. The pollens of the Hawaiian phanerogams, Spec. Publ. Bishop. Mus., 38. — Sharma H. P. (1963). Studies in the Order Centrospermales. IV. Pollen Morphology of some species of families *Ficoidaceae*, *Molluginaceae*, *Nyctaginaceae* and *Portulacaceae.* Journ. Indian Bot. Soc., 42, 4 : 637—645. — Van Tieghem Ph. (1893). Recherches sur la structure et les affinites des Thymeleacees et des Peneacees. Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 7, 17 : 185—292. — White C. T. (1933). Ligneous plants collected for the Arnold Arboretum in North Queensland by S. F. Kajewsky in 1929. Contrib. from the Arnold Arb. of Harward University, IV : 1—113. — Zander E. (1935—1951). Beiträge zur Herkunftsbestimmung bei Honig, I—V. Pollengestaltung und Herkunftsbestimmung bei Blutenhonig.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

POLLEN GRAINS OF *THYMELAEACEAE* and *GONYSTYLACEAE*

By D. B. Archangelsky

SUMMARY

The article comprises a review of the studies of the pollen of 52 genera of *Thymelaeaceae* and 2 genera of *Gonystylaceae*, a total of 217 species (Table 2). The pollen of both families was shown by these studies to be extremely uniform in type. (Erdtman, 1952 and Straka, 1961). Four types of pollen grains were distinguished from one anoter corresponding to four different combinations of main morphological pollen characters. In many cases genera can be discerned only with an immersion object-lens. The stellate (crotonoid) sculpture characteristic of the sexine, somewhat deviates from typical stellate (genera *Dirca* L., *Ovidia* Meisn., *Dicranolepis* Planch.) to cryptostellate (*Pimelea* Banks et Soland., *Gnidia* L., *Passerina* L., *Lethedon* Spreng., *Solmsia* Baill., *Daphnimorpha* Nakai, *Gonystylaceae*).

Pollen grains of *Octolepis* Oliv. can be easily identified by their reticulate sculpture.

Three genera, viz. *Lethedon* (*Microsemma* Labill.), *Solmsia* and *Daphnimorpha* represent one type of pollen and, apparently, may be classified into a peculiar subfamily more closely allied to *Gonystylaceae* than to *Aquilarioideae*.

УДК 581.9 (471.22)

Е. Г. Победимова и В. Н. Гладкова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА о. ВАЛААМЕ

С 6 рисунками

(Получено 27 II 1964)

Изучая прибрежную флору Ладожского озера, мы посетили летом 1961 г. несколько крупных островов озера: Сороланcари, Валаам, Мантсинсари и ряд мелких островов к востоку от г. Лахденпохья и к югу от о. Мантсинсари.

О. Валаам привлек наше внимание богатым интересным составом видов растений, произрастающих на нем. В конце июня—начале июля следующего года мы вторично посетили этот остров.

В литературе нет статей, посвященных специально флоре о. Валаама. Сведения о произрастающих на нем диких и культурных растениях имеются в немногих русских и финских работах.

Первое упоминание о валаамских растениях встречаем в статье акад. Н. Озерецковского (1812), где им названы некоторые дикие растения острова: шиповник с бледно-красными цветками, «волчья липа» *Daphne mezereum*, малина, а из одичавших — клен.

У Нилaндера (Nylander, 1852) в списке растений Карелии для о. Валаама указаны уже 26 видов цветковых растений и папоротников, из них несколько редко встречающихся на острове.

Хидениус и Фуруиелм (Chidenius och Furuhjelm, 1858) упоминают в списке растений Карелии некоторые виды и для о. Валаама: *Inula salicina* L., *Odontites rubra* Pers., *Saxifraga nivalis* L., *Atriplex patula* L., *Epipactis latifolia* (L.) All., *Neottia nidus avis* (L.) Rich., *Typha latifolia* L. и *Carex vulpina* L. Из них *Inula salicina*, *Typha latifolia* и *Carex vulpina* нет ни в наших сборах с Валаама, ни в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа).

Норлин (Norrlin, 1883) для о. Валаама указывает 7 видов, из которых *Malaxis monophyllos* L. отсутствует в гербарии БИНа с о. Валаама.

В статье Селана и др. (Saelan, Kihlman, Hjielt, 1889) приведен перечень растений, хранящихся в Гербарии Финского музея, в количестве 1047 видов с указанием их распространения. Свыше половины их указаны для Ладожской Карелии (Karelia Ladogensis — Kl), куда входит и о. Валаам; область охватывает северные и северо-восточные районы побережья Ладожского озера, и неизвестно которые именно из упомянутых в статье видов произрастают на о. Валааме. Названы для о. Валаама лишь 4 редкие для области вида: *Allium strictum* Schrad., *Asperula odorata* L., *Saxifraga nivalis* L. и *S. caespitosa* L.

Марклунд (Marklund, 1911), в статье, посвященной одуванчикам Финляндии, указывает для Валаама 3 вида: *Taraxacum mucronatum* Lindb. fil., *T. crassipes* Lindb. fil. и *T. fulvum* Raunk.; 2 первые из них имеются в наших сборах.

У М. Л. Раменской (1960) в «Определителе высших растений Карелии» приведены для о. Валаама 9 видов редких в Карелии или известных только с о. Валаама, в частности *Corydalis intermedia* (L.) Mérat.

Валаам расположен в северо-восточной части Ладожского озера и является самым крупным из 40 островов Валаамского архипелага. Он занимает 36 км². Береговая линия его характеризуется большим количеством заливов, иногда весьма глубоко врезающихся в остров. Ландшафт холмистый.

Остров представляет собою каменистую глыбу архейских пород, сложенную оливиновыми диабазами, с многочисленными каменистыми грядами (сельгами), иногда совершенно голыми или покрытыми лесом. Часто скалы круто обрываются в озеро и создают живописный ландшафт. Наибольшая высота острова — 73.15 м над у. м.

Климат острова, благодаря окружающему его громадному водному пространству, в центральной части обычно не замерзающему даже зимой, более смягченный по сравнению с близлежащими участками материка (например, с Сортавальским районом). Средняя годовая температура воздуха острова равна +3.6°. Февраль — самый суровый зимний месяц со средней месячной температурой — 8.6°, июль — самый теплый месяц — +16.7°. Безморозный период длится 144 дня, снежный покров лежит 154 дня в году. Осадков в год выпадает около 573 мм.

Благодаря положению в открытой части Ладожского озера остров подвергается действию ветров, отличающихся большими скоростями (среднемесячные скорости достигают 6.7 м/сек., иногда и 8.6 м/сек. — например, январь, февраль 1954 г.), летом (июль, август) ветры имеют наименьшую скорость. Зимой на острове часты метели, число их достигает 35 дней в году, с колебаниями в отдельные годы от 25 до 56 дней. Самые поздние заморозки весной отмечаются 22 мая, а первые — осенью в конце сентября или в середине октября (Марченко, 1962; Агроном. справочн., 1959).

На о. Валааме весной задерживается развитие растений, цветение диких термофильных видов и культурных плодовых происходит уже после заморозков, что способствует хорошему развитию их и обильному плодоношению. Достаточно позднее наступление осенних заморозков на острове также благоприятствует развитию растений.

Климат о. Валаама с более теплой зимой и умеренно прохладным летом по сравнению с близлежащими участками материка (северного побережья Ладоги) благоприятствует сохранению весьма разнообразных флористических элементов.

Почвы о. Валаама специально не обследовались, но материковые побережья, сходные по устройству поверхности, тщательно изучены. На почвенной карте А. И. Марченко (1962) показано, что о. Валаам покрыт выходами кристаллических пород с пятнами накипных лишайников и примитивно-иллювиально-гумусовыми почвами на выходах кристаллических пород. Конечно, разнообразие почв острова не ограничивается указанными типами.

Местами в лесах развиваются слабо оподзоленные почвы. На острове много болот, преимущественно низинных, частично осушенных и используемых для покосов. Встречаются и верховые болота, образовавшиеся путем зарастания многочисленных озер острова (Глухое озеро и др.). В неровностях рельефа, во впадинах и ложбинках формируется более мощный почвенный слой, образующийся за счет разложения растительных остатков и выветривания горных пород.

Валаам покрыт преимущественно сосново-еловыми лесами. Из лиственных пород в них встречаются *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Acer platanoides*, в понижениях рельефа — *Padus racemosa*, *Alnus incana*, *Populus tremula* и др.

В подлеске в большом количестве встречаются: жимолость *Lonicera xylosteum* с ее пушистыми мягкими листьями и во время плодоношения с обильными красными плодами, можжевельник *Juniperus communis* и калина *Viburnum opulus*.

В травяно-кустарничковом покрове — в изобилии черника *Vaccinium myrtillus*, земляника *Fragaria vesca*, местами преобладает папоротник *Pteridium aquilinum*, часто, но пятнами встречается вейник *Calamagrostis arundinacea*, под елями — кислица *Oxalis acetosella*, в более влажных понижениях — таволга *Filipendula ulmaria*, седмичник *Trientalis europaea* и орхидеи — *Dactylorhiza ladogensis* и *Platanthera bifolia*.

Ранней весной лесной покров украшают синевато-лиловые ковры печеночницы *Hepatica nobilis* и розовато-лиловые цветки чины *Lathyrus vernus*. Позднее появляются многочисленные виды фиалок: *Viola riviniana*, *V. montana*, *V. mirabilis*, *V. selkirkii* и другие, с фиолетовыми цветками различных оттенков. *Geranium silvaticum* пестрит покров в лесу лилово-розовыми цветками. Часто встречаются *Melica nutans*, *Majanthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *M. silvaticum*, изредка *Galium boreale* и *G. mollugo*, *Hypericum perforatum*, *Pyrola minor*, *Campanula persicifolia*.

Местами, особенно во влажных понижениях между грядами и по западным склонам возвышенностей, например у Коневского скита, встречаются участки лиственного леса с березами *Betula pendula* и *B. pubescens*, кленом, рябиной, липой *Tilia cordata*, осиной и ольхой *Alnus glutinosa*. Ель и сосна редко попадаются на таких участках. В подлеске: *Daphne mezereum*, *Rubus idaeus*, *Lonicera xylosteum*, *Juniperus communis*. В травяном покрове: *Campanula rotundifolia*, *C. persicifolia*, *C. glomerata*, *Geranium silvaticum*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Ranunculus monophyllus* и *R. acer*, *Convallaria majalis*, *Majanthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Melampyrum nemorosum*, *M. pratense*, *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*; на выступающих скалах и по их склонам в лесу можно найти *Polypodium vulgare*, *Sedum telephium*, мхи.

Замечательно, что в лесах о. Валаама, принадлежащих в общем к типу темнохвойной тайги, много неморальных элементов, свойственных обычно травяному покрову широколиственных лесов, таковы *Hepatica nobilis*, *Asperula odorata*, *Actaea spicata*, *Dryopteris filix-mas*, *Stachys silvatica* и др.

Среди древесных растений в этих лесах сохранились обильно представленные и хорошо развивающиеся широколиственные породы — *Acer platanoides* и *Tilia cordata*.

Этот неморальный комплекс является, по-видимому, реликтом суббореальной климатической фазы голоцена. В голоцене климат острова в большей степени благоприятствовал развитию термофильных растений, нежели климат ближайшего побережья материка. Так, в Сортавальском районе липа в лесах встречается лишь в форме кустов, а на о. Валааме она растет крупными деревьями.

Сухие сосновые боры-верещатники сравнительно редки на Валааме, укажем бор к юго-западу от пос. Валаам на песчаной почве: в первом ярусе — сосна *Pinus silvestris* (рис. 1), в подлеске — *Cotoneaster integerrima*. В травяно-кустарничковом покрове — вереск *Calluna vulgaris*, на едва прикрытых почвенным покровом камнях — *Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella*, *Trifolium strepens*, *Deschampsia flexuosa*, *Veronica officinalis*, *Geum urbanum*, *Campanula glomerata*, *Carex spicata* и др.

Особый комплекс представляет скальная растительность острова, хорошо представленная на юго-западном побережье (рис. 2). Скалы здесь часто почти обнаженные с очень разреженным растительным покровом, круто обрываются в Ладожское озеро. Местами скалы на побережье чередуются с каменистыми россыпями. Юго-западное побережье защищено возвышенностями от северных ветров, что благоприятствует сохранению на нем некоторых термофильных видов. В расщелинах скал и на песчаных побережьях встречаются: *Cystopteris filix-fragilis*, *Asplenium septentrionale* (рис. 3), *A. trichomanes*, *Polypodium vulgare*, *Woodsia alpina*, *W. ilvensis*, *Allium strictum*, *Arabidopsis thaliana*, *Saxifraga nivalis* (рис. 4), *S. caespitosa*, *Cerastium alpinum*, *C. scandicum*, *Rumex* *acetosella*, *Thymus serpyllum*, *Taraxacum mucronatum* (рис. 5) и *T. crassipes*, *Viola persicifolia*.

На вершинах скал или растет хвойный лес, или открытые места зарастают зелеными коврами толокнянки *Arctostaphylos uva-ursi*, местами встречаются скопления красивой душистой купены *Polygonatum odoratum* и белой гвоздики *Dianthus arenarius* с приятным запахом. В расщелинах скал на этом берегу нередко попадаются низкие деревца рябины, очень редко можно встретить боярышник (*Crataegus curvisepala*(?) × *C. oxyacantha* — гибридный вид, вероятно вышедший из культуры) и очень часты кустарники *Rosa majalis* и *Cotoneaster integerrima*.

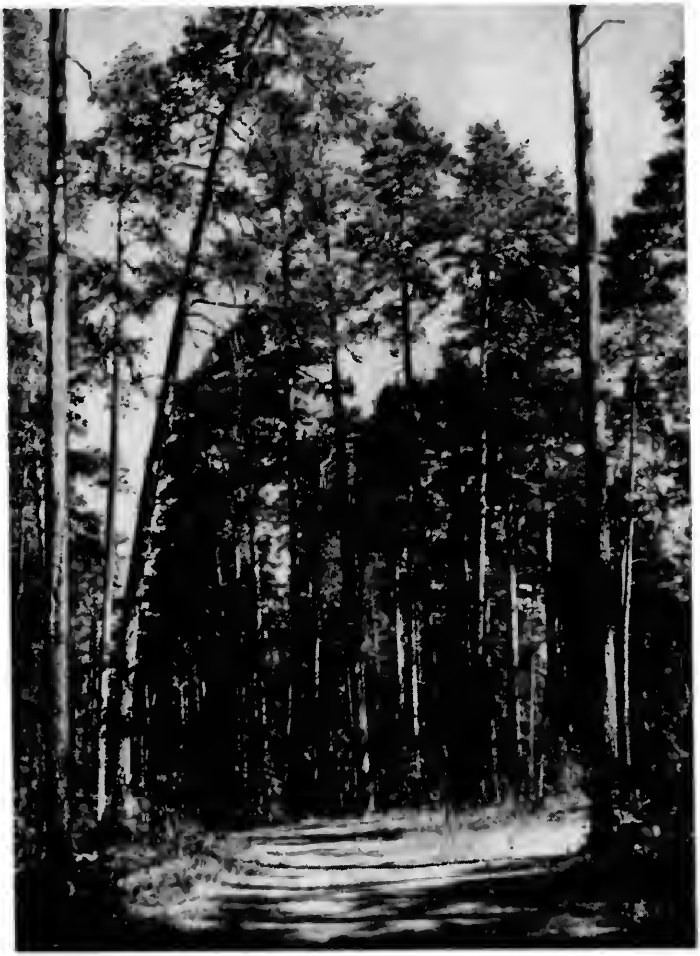


Рис. 1. Сосновый бор-верещатник на песке близ пос. Валаам.
Фот. Л. и В. Свешниковых.

На о. Валааме много озер, как зарастающих, так и полностью заросших и перешедших в сфагновые болота. Из числа зарастающих мы посетили Глухое озеро вблизи Желтого скита. Топкие берега его покрыты фонообразующими осоками *Carex vesicaria* и *C. acuta*, в изобилии встречается хвощ *Equisetum fluviatile*, а также *Polygonum hydropiper* и *Iris pseudoacorus*, всюду рассеяны *Ranunculus repens*, *R. sceleratus*, *Peucedanum palustre*, *Lythrum salicaria*, *Pedicularis palustris*, *Stachys palustris*, *Sium latifolium*, *Cicuta virosa*, *Epilobium palustre*. *Roripa islandica*, *Sparganium simplex*, *Alisma plantago-aquatica*.

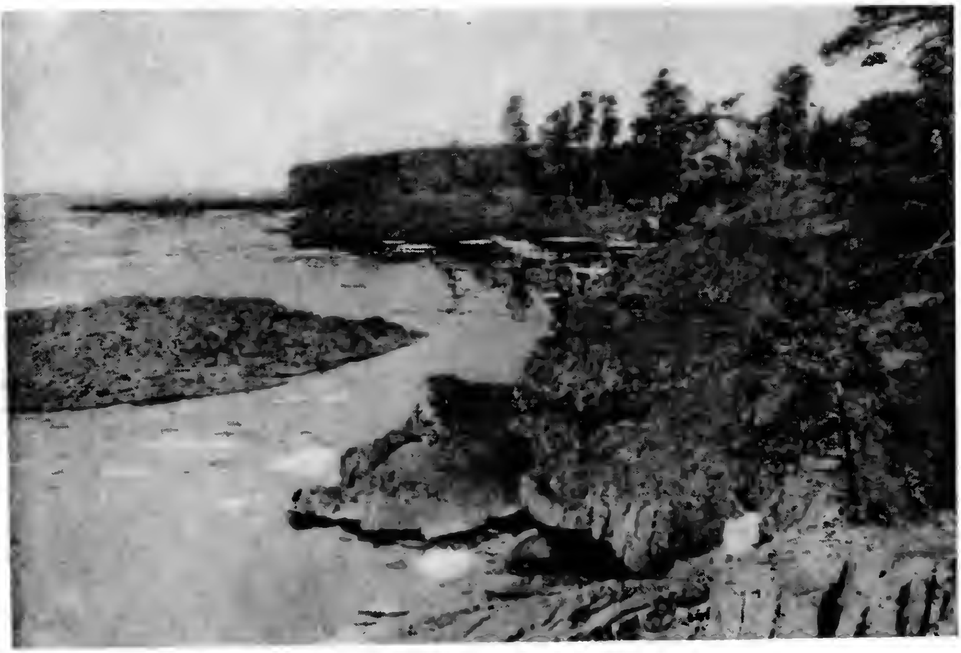


Рис. 2. Юго-западный скалистый берег о. Валаама, начало июня. Фот. Н. Н. Цвелева.

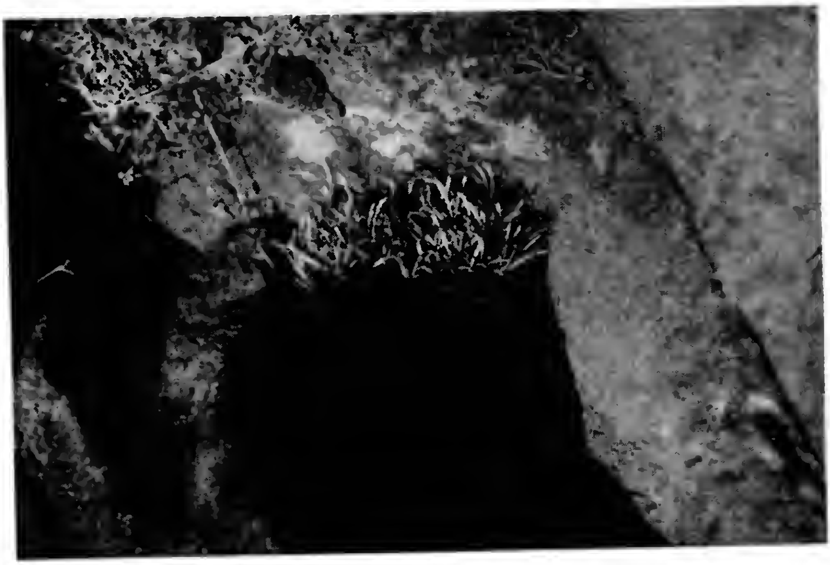


Рис. 3. *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. на скалах. Фот. Т. Колесниковой.

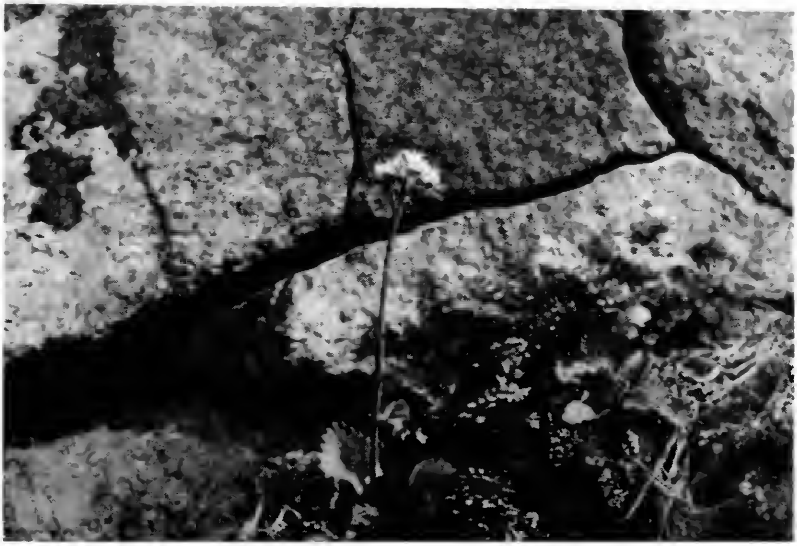


Рис. 4. *Saxifraga nivalis* L. на растрескавшихся скалах. Фот. Т. Колесниковой.

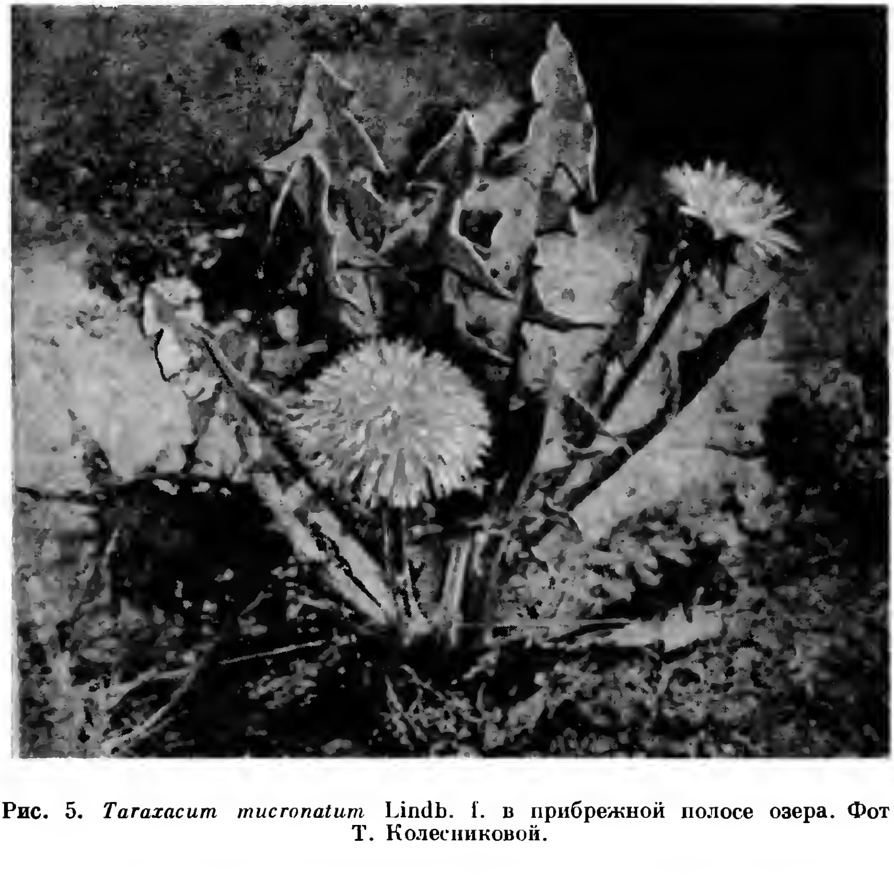


Рис. 5. *Taraxacum mucronatum* Lindb. f. в прибрежной полосе озера. Фот Т. Колесниковой.

В прибрежной водной полосе видны почти чистые заросли тростника *Phragmites communis* и камыша *Scirpus lacustris*, в воде белеют мелкие цветки водокраса *Hydrocharis morsus-ranae* и крупные красивые цветки кувшинок *Nymphaea candida*, *N. alba*, торчат толстые плоды кубышки *Nuphar luteum*. В ближайшей к озеру протоке были собраны: *Potamogeton pusillus*, *Juncus effusus*, *J. bufonius*, *Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia intermedia* и *U. minor*, *Sparganium minimum* и *Stratiotes aloides*.

Богатство и разнообразие флоры о. Валаама, насчитывающей в своем составе 460 видов, может быть документально подтверждено. Не имея возможности печатать список растений, собранных на Валааме, с точным указанием местонахождений и критическими замечаниями, мы позволим себе привести перечень всех видов флоры острова, составленный на основании шестисот гербарных образцов, собранных нами в 1961, 1962 1963 гг. и коллекций растений, хранящихся в Гербарии БИНа. Нами просмотрены: 1) коллекция в составе 350 видов, собранных на Валааме неизвестными коллекторами и присланных в 1878 г. с весьма краткими этикетками «Insula Walaam, 1878» (Липский, 1898); 2) небольшие сборы Рупрехта в 1843 г., Ниландера (Nylander) в 1843 г., М. В. Заводчиковой в 1915 г., единичные образцы без указания местонахождений и отдельные редкие образцы из гербария докторов Кюлевина (Kulewein) и Клинге (Klinge) и 3) небольшие сборы при однодневных экскурсиях на остров: А. Г. Борисовой в 1960 г., Е. В. Сергиевской в 1962 г., Н. Н. Цвелева в 1964 г.[1] и Т. И. Заиконниковой в 1964 г.

ПЕРЕЧЕНЬ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ о. ВАЛААМА

Woodsia alpina Gray
W. ilvensis (L.) R. Br.
Cystopteris filix-fragilis (L.) Borbas
Matteuccia struthiopteris (L.) Todaro
Dryopteris carthusiana (Villar) H. P. Fuchs
Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray
D. filix-mas (L.) Schott
Thelypteris phegopteris (L.) Sloss.
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.
Athyrium filix-femina (L.) Roth
Asplenium septentrionale (L.) Hoffm.
A. trichomanes L.
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn
Polypodium vulgare L.
Botrychium lunaria (L.) Sw.
Equisetum arvense L.
E. fluviatile L.
E. pratense Ehrh.
E. silvaticum L.
*_Urostachys selago_ (L.) Herter[2]
Lycopodium annotinum L.
*_L. clavatum_ L.
Abies sibirica Ledeb.
Picea abies (L.) Karst.
Larix sibirica Ledeb.
Pinus sibirica (Rupr.) Mayr
Juniperus communis L.
Sparganium minimum Fries
S. simplex Huds.
Potamogeton heterophyllus Schreb.
P. natans L.
P. perfoliatus L.
P. pusillus L.
Triglochin palustre L.
Scheuchzeria palustris L.
Alisma plantago-aquatica L.
Sagittaria sagittifolia L.
Elodea canadensis Michx.
Stratiotes aloides L.
Hydrocharis morsus-ranae L.
Typhoides arundinacea Moench
Anthoxanthum odoratum L.
Hierochloë australis (Schrad.) R. et S.
H. odorata (L.) Whlbg.
Milium effusum L.
Phleum pratense L.
Alopecurus aequalis Sobol.
A. pratensis L.
A. ventricosus Pers.
*_Agrostis canina_ L.
A. stolonifera L.×*A. straminea* Huds.
A. tenuis Sibth.
Calamagrostis arundinacea Roth
C. epigeios (L.) Roth
C. langsdorfii (Link) Trin.
C. neglecta (Ehrh.) P. B.
C. phragmitoides Hartm.
Deschampsia caespitosa (L.) P. B.
D. flexuosa (L.) Trin.
*_Phragmites communis_ Trin.
Melica nutans L.
Briza media L.
Dactylis glomerata L.
Poa angustifolia L.
*_P. annua_ L.
P. nemoralis L.
P. palustris L.
P. palustris L.×*P. glauca* Vahl
P. pratensis L.
P. trivialis L.
Glyceria fluitans (L.) R. Br.

---

[1] Н. Н. Цвелеву удалось пополнить наш список такими редкими на острове видами, как *Cardamine parviflora* L. и *Pimpinella major* (L.) Huds.

[2] Звездочкой отмечены виды, образцов которых нет в гербариях, но мы встретили эти растения на острове в вегетативном состоянии и отметили в дневнике.

G. maxima (Hartm.) Holmb.
Festuca ovina L.
*_F. pratensis_ Huds.
F. rubra L.
Bromus mollis L.
Roegneria canina (L.) Nevski
Agropyron repens (L.) P. B.
Eriophorum angustifolium Roth
E. latifolium Hoppe
E. vaginatum L.
Trichophorum alpinum (L.) Pers.
Scirpus lacustris L.
S. silvaticus L.
Eleocharis palustris (L.) R. Br.
Carex acuta L.
C. brunnescens (Pers.) Poir
C. canescens L.
C. cyperoides L.
C. digitata L.
C. elongata L.
C. globularis L.
C. leporina L.
C. limosa L.
C. loliacea L.
C. nigra (L.) Reichard
C. nigra (L.) Reichard×?
C. oederi Retz.
C. pallescens L.
C. spicata Huds.
C. vaginata Tausch
C. vesicaria L.
C. vesicaria×*C. inflata* Huds.
Calla palustris L.
Lemna minor L.
Juncus ambiguus Guss.
J. articulatus L.
J. bufonius L.
J. conglomeratus L.
J. effusus L.
J. filiformis L.
Luzula multiflora (Ehrh.) Lej.
L. pallescens (Whlbg.) Bess.
L. pilosa (L.) Willd.
Gagea minima (L.) Ker-Gawl.
Allium oleraceum L.
A. strictum Schrad.
Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce
Convallaria majalis L.
Paris quadrifolia L.
Iris pseudoacorus L.
Corallorhiza trifida Chatel.
Listera cordata (L.) R. Br.
L. ovata (L.) R. Br.
Neottia nidus-avis (L.) Rich.
Epipactis heleborine (L.) Crantz
Goodyera repens (L.) R. Br.
Platanthera bifolia (L.) C. Rich.
P. chlorantha Cust. ex Rchb.
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.
Dactylorhiza ladogensis Pobed.
D. latifolia (L.) Vermuel.
D. maculata (L.) Vermuel.
Salix cinerea L.
S. fragilis L.
S. nigricans Sm.
S. pentandra L.
S. phylicifolia L.
Betula pendula Roth
B. pubescens Ehrh.×*B. pendula* Roth
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.×*A. incana* (L.) Mnch.
A. incana (L.) Mnch.
Quercus robur L.
Ulmus scabra Mill.
Urtica dioica L.
Urtica urens L.
Rumex acetosa L.
R. acetosella L.
R. fennicus (Murb.) Murb.
R. longifolius DC.
Polygonum amphibium L.
P. convolvulus L.
P. heterophyllum Lindm.
P. hydropiper L.
P. linicola Sutul.
P. minus Huds.
P. viviparum L.
Chenopodium album L.
Stellaria diffusa Willd.
S. graminea L.
S. holostea L.
S. media (L.) Cyr.
S. nemorum L.
S. palustris Ehrh.
Cerastium alpinum L.
C. holosteoides Fries
C. scandicum (Gartner) Kuzen.
Sagina nodosa (L.) Fenzl
Arenaria serpyllifolia L.
A. serpyllifolia L. var. *viscida* DC.
Moehringia trinervia (L.) Clairv.
Scleranthus annuus L.
Spergula arvensis L.
S. sativa Boenn.
Spergularia rubra (L.) J. et C. Presl
Viscaria vulgaris Bernh.
Silene latifolia (Mill.) Rendle et Britt.
Coronaria flos-cuculi (L.) A. Br.
Melandrium album (Mill.) Garcke
Dianthus arenarius L.
D. deltoides L.
Nymphaea alba L.
N. candida Presl
Nuphar luteum (L.) Sm.
Caltha palustris L.
Trollius europaeus L.
Actaea spicata L.
Aquilegia vulgaris L.
Aconitum excelsum Rchb.
Hepatica nobilis (L.) Schreb.
Myosurus minimus L.
Batrachium dichotomum Schmalh.
Ranunculus acer L.
R. lingua L.
R. monophyllus Ovcz.
R. polyanthemus L.
R. repens L.
R. reptans L.
R. sceleratus L.
Thalictrum aquilegifolium L.
T. flavum L.
Chelidonium majus L.
*_Corydalis intermedia_ (L.) Mérat
Fumaria officinalis L.
Arabidopsis suecica (Fr.) Norrl.
A. thaliana (L.) Heynh.
Descurainia sophia (L.) Schur.
Erysimum cheiranthoides L.
E. hieracifolium L.
Barbarea arcuata Rchb.
B. stricta Andrz.
B. vulgaris R. Br.
Rorippa islandica (Oeder) Borbas
R. silvestris (L.) Bess.
Cardamine dentata Schultes
C. parviflora L.
Turritis glabra L.
Bunias orientalis L.
Berteroa incana (L.) DC.

Draba nemorosa L. var. *leiocarpa* Lindbl.
Erophila verna (L.) Chevall.
Brassica campestris L.
Lepidium ruderale L.
Thlaspi alpestre L.
T. arvense L.
Capsella bursa-pastoris (L.) Med.
Drosera anglica Huds.
D. rotundifolia L.
Sedum acre L.
S. telephium L.
Saxifraga caespitosa L.
S. nivalis L.
Chrysosplenium alternifolium L.
Parnassia palustris L.
Ribes pubescens Hedl.
R. scandicum Jancz.
Cotoneaster integerrima Medik.
Sorbus aucuparia L.
Amelanchier spicata (Lam.) C. Koch
Crataegus curvisepala?×C. oxyacantha
Rubus arcticus L.
R. idaeus L.
R. saxatilis L.
Fragaria moschata Duch.
F. vesca L.
Potentilla anserina L.
P. argentea L.
P. erecta (L.) Räusch.
P. goldbachii Rupr.
P. impolita Wahlenb.
P. norvegica L.
Geum rivale L.
G. urbanum L.
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.
Alchemilla acutangula Bus.
Padus racemosa (Lam.) Gilib.
Trifolium arvense L.
T. hybridum L.
T. medium L.
T. pratense L.
T. repens L.
T. spadiceum L.
T. strepens Crantz
Caragana arborescens Lam.
Vicia cracca L.
V. hirsuta (L.) S. F. Gray
V. sativa L.
V. sepium L.
V. silvatica L.
V. tetrasperma (L.) Schreb.
Lathyrus pratensis L.
L. silvestris L.
L. vernus (L.) Bernh.
Geranium pratense L.
G. silvaticum L.
Oxalis acetosella L.
Callitriche palustris L.
C. polymorpha Loenn.
Empetrum hermaphroditum (Lge.) Hager.
E. nigrum L.
Acer platanoides L.
Frangula alnus Mill.
Tilia cordata Mill.
Hypericum perforatum L.
Viola arvensis Murr.
V. canina L.
V. glaberrima (Murb.) C. Serg.
V. mirabilis L.
V. montana L.
V. palustris L.
V. persicifolia Roth
V. riviniana Rchb.
V. selkirkii Goldie
V. tricolor L.
V. tricolor L. × *V. hortensis grandiflora* hort.
Daphne mezereum L.
Lythrum salicaria L.
Epilobium collinum Gmel.
E. montanum L.
E. palustre L.
Chamaenerium angustifolium (L.) Scop.
Circaea alpina L.
Myriophyllum verticillatum L.
Anthriscus silvestris L.
Conium maculatum L.
Cicuta virosa L.
Carum carvi L.
Pimpinella major (L.) Huds.
P. saxifraga L.
Aegopodium podograria L.
Sium latifolium L.
S. suave Walt.?
Oenanthe aquatica (L.) Poir.
Angelica silvestris L.
Archangelica decurrens Ledeb.
Levisticum officinale Koch
Peucedanum palustre (L.) Moench
Heracleum sibiricum L.
Pyrola chlorantha Sw.
P. minor L.
P. rotundifolia L.
Moneses uniflora (L.) A. Gray
Ramischia secunda (L.) Garcke
Hypopitys monotropa Crantz
Ledum palustre L.
Andromeda polifolia L.
Chamaedaphne calyculata (L.) Mnch.
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spren.
Calluna vulgaris (L.) Hill
Vaccinium myrtillus L.
V. vitis-idaea L.
Oxycoccus quadripetalus (L.) Gilib.
Primula veris L.
**Lysimachia vulgaris* L.
Naumburgia thyrsiflora (L.) Rchb.
Trientalis europaea L.
Fraxinus excelsior L.
Gentiana lingulata Agardh
Menyanthes trifoliata L.
Convolvulus arvensis L.
Lithospermum arvense L.
Echium vulgare L.
Myosotis arvensis (L.) Hill
M. caespitosa Schultz
M. micrantha Pall.
M. palustris Lam.
Ajuga reptans L.
Scutellaria galericulata L.
Glechoma hederacea L.
Dracocephalum thymiflorum L.
Prunella vulgaris L.
Galeopsis bifida Boenn.
G. ladanum L.
G. speciosa Mill.
G. tetrahit L.
Lamium album L.
L. hybridum Vill.
Stachys palustris L.
S. silvatica L.
Salvia verticillata L.
Clinopodium vulgare L.
Acinos thymoides (L.) Moench
Thymus serpyllum L.
Lycopus europaeus L.
Mentha arvensis L.
Solanum dulcamara L.
S. dulcamara L. var. *ladogensis* Pobed.
Hyoscyamus niger L.
Verbascum thapsus L.

Linaria vulgaris L.
Scrophularia nodosa L.
Veronica chamaedrys L.
V. maritima L.
V. officinalis L.
V. scutellata L.
V. serpyllifolia L.
V. verna L.
Melampyrum nemorosum L.
M. pratense L.
M. silvaticum L.
Euphrasia brevipila Burn. et Grenali
E. curta (Fr.) Wettst.
E. fennica Kihlm.
E. condensata Jord.
Odontites serotina (Lam.) Rchb.
Rhinanthus major Ehrh.
R. minor L.
Pedicularis palustris L.
P. sceptrum-carolinum L.
Utricularia intermedia Hayne
U. minor L.
Plantago lanceolata L.
P. media L.
P. minor L.
Asperula odorata L.
Galium boreale L.
G. mollugo L.
G. palustre L.
G. triflorum Michx.
G. uliginosum L.
Viburnum opulus L.
Linnaea borealis L.
Lonicera tatarica L.
L. xylosteum L.
Valeriana salina Plejel
Knautia arvensis (L.) Coult.
Campanula glomerata L.
C. patula L.
C. persicifolia L.
C. rotundifolia L.
Solidago virgaurea L.
Erigeron acer L.
Antennaria dioica (L.) Gaertn.
Gnaphalium silvaticum L.
**Bidens radiatus* Thuil.
B. triparitus L.
Anthemis tinctoria L.
Achillea millefolium L.
**Ptarmica vulgaris* DC.
Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip.
T. subpolare Pobed.
Matricaria matricarioides (Less.) Porter
Tanacetum vulgare L.
Leucanthemum vulgare Lam.
Artemisia vulgaris L.
Tussilago farfara L.
Senecio vulgaris L.
Arctium minus (Hill) Bernh.
Carduus crispus L.
C. nutans L.
Cirsium arvense (L.) Scop.
C. heterophyllum (L.) Hill
C. lanceolatum Scop.
C. palustre (L.) Scop.
**Centaurea jacea* L.
C. phrygia L.
C. scabiosa L.
Lapsana communis L.
Leontodon autumnalis L.
L. hispidus L.
Taraxacum crassipes Lindb. fil.
T. mucronatum Lindb. fil.
Mulgedium sibiricum (L.) Less.
Sonchus arvensis L.
S. asper (L.) Hill
Sonchus oleraceus L.
Crepis paludosa (L.) Mnch.
C. tectorum L.
Hieracium aeruginascens Norrl.
H. caesiflorum Almq.
H. cochleatum (Naeg. et Pet.) Norrl.
H. galbanum (Dahlst.) Norrl.
H. hjeltii Norrl.
Hieracium incurrens Sael. ex Norrl.
H. murorum L.
H. pilosella L.
H. prolixum Norrl.
H. pruiniferum Norrl.
H. pubescens (Lindbl.) Fries
H. suecicum Fries s. l.
H. umbellatum L.

Ареалогические исследования растений о. Валаама весьма интересны для изучения истории флоры острова. На широте о. Валаама и немного севернее него проходят северные границы ареалов многих видов или встречаются отдельные местонахождения растений, оторванные от сплошного, в целом более южной части их ареала. Так, скальный вид *Allium strictum* ни в Скандинавии, ни в Финляндии не встречается, самые северные форпосты его распространения имеются на о. Валаам и на ближайшем скалистом побережье Ладоги.

Pimpinella major — севернее о. Валаама и ближайшего побережья Ладоги встречается только в Финляндии и на северном берегу Онежского озера. На Скандинавском полуострове северная граница его ареала проходит намного южнее.

Cardamine parviflora — редчайший вид на о. Валаам, северные границы которого проходят по северному побережью Ладоги и на той же широте в Финляндии.

Viola persicifolia (=*V. stagnina* Kit.) — вид, встречающийся спорадически даже в более южном Ладожско-Ильменском флористическом районе (р. Луга, прибрежье Чудского озера, р. Тигода, о. Б. Зеленец на юге Ладожского озера [Регель, 1912]), северные пределы распространения имеет на севере Онежского озера и на той же широте в Финляндии. В Скандинавии его ареал проходит в основном южнее 60° с. ш.

В следующую группу растений с южными ареалами мы относим те, которые на севере в пределах СССР и на Скандинавском полуострове продвигаются севернее о. Валаама, а иногда встречаются и за полярным кругом. На западном побережье Скандинавии, омываемом теплым течением Гольфстрим, многие виды с более южными ареалами проникают в относительно северные широты. Сюда относятся: *Dianthus arenarius*, сплошной ареал которого отмечается в самой южной части Скандинавии и значительно севернее: по берегам Ботнического залива, на озерах Финляндии и в пределах СССР единично даже у полярного круга.

Gagea minima — в Финляндии продвигается по берегам озер значительно севернее о. Валаама, а в Скандинавии доходит до северного берега Ботнического залива; *Allium oleraceum* — в западной части Скандинавского полуострова поднимается почти до 70° с. ш.; *Platanthera chlorantha* — северная граница этого вида в пределах СССР проходит по о. Валааму, на Скандинавском полуострове поднимается до 62° с. ш., этот вид часто путают с близким *P. bifolia* (L.) Rich., широко распространенным и в европейской Арктике, поэтому возможно, что ареал его не совсем точен. К этой же группе растений принадлежат: *Sedum telephium*, *Geum urbanum*, *Viola canina*, *Hypopitys monotropa*, *Odontites serotina*, *Verbascum thapsus*, *Primula veris*, *Ajuga reptans*, *Asplenium trichomanes*, *A. septentrionale*, *Corydalis intermedia*, *Vicia tetrasperma*, *Lathyrus silvestris* и *Dracocephalum thymiflorus*, который изредка встречается и в северной Карелии, а кроме того, на той же широте в Финляндии и на Скандинавском полуострове. *Callitriche polymorpha* — в Карелии редкое водное растение обильно распространено в Финляндии и на Скандинавском п-ове, в единичных случаях заходит в европейскую Арктику.

Asperula odorata — растение с широким, но сильно фрагментированным евразиатским ареалом. Это растение очень требовательно к почве, освещению и влажности и часто бывает связано с ясеневыми лесами (Голицын, 1905), дубовыми, дубово-ясеневыми и буковыми, где постоянно сохраняется высокая влажность почвы (Мальцев А., 1905). Этот вид на западе Скандинавии заходит и за полярный круг, а в пределах СССР и Финляндии севернее 62° с. ш. не встречается (северный берег Онежского озера и озёра Финляндии). На о. Валааме он встречается очень редко, до сих пор известно лишь одно местонахождение во влажном ущелье, покрытом хвойным лесом, где экологические условия, очевидно, отвечают требованиям растения.

Таким образом, многие растения, обитающие на о. Валааме, — южные виды, ареалы их захватывают остров своими северными краями.

С другой стороны, на о. Валааме есть арктические и аркто-альпийские виды, по острову проходят южные границы их ареалов. К ним относятся преимущественно скальные виды: *Woodsia alpina* — аркто-альпийский вид, южные пределы его сплошного распространения проходят по северному Приладожью и озерам Финляндии. В горной части Скандинавского полуострова южная граница распространения этого вида лежит немного южнее 60° с. ш.

Cerastium alpinum — аркто-альпийский вид, на северном побережье Ладожского и Онежского озер имеет наиболее южные местонахождения его в СССР. В Норвегии он широко распространен почти до южной оконечности Скандинавского полуострова, еще южнее, в западной Европе встречается прерывисто, только в альпийском поясе гор.

Saxifraga caespitosa — арктический вид, смешиваемый с *S. groenlandica* и часто встречающийся под этим названием в литературе (Hultén, 1950). *S. caespitosa* была описана Линнеем из Лапландии, и та камнеломка, что растет на о. Валааме, должна называться именно так. На о. Валааме расположены самые южные точки ее нахождения в пределах СССР. В Норвегии этот вид встречается южнее — до 60° с. ш.

Saxifraga nivalis — аркто-альпийский вид, по своему ареалу близкий к предыдущему, но встречающийся, кроме того, в альпийском поясе гор Даурии и Алтая. На о. Валааме и несколько южнее, в Норвегии, проходит южная граница его распространения в Европе.

Отметим еще группу растений о. Валаама с западным, чаще скандинавским, распространением. На Валааме или вблизи него проходят восточные пределы их ареалов. Так, *Arabis suecica* по характеру своего ареала — фенно-скандинавский вид, на о. Валааме и вблизи него проходят восточные границы его распространения, в Карелии этот вид редок (Раменская, 1960), указаны лишь 4 местонахождения: Петрозаводск, Колатсельга, о. Валаам и Реболы.

Cerastium scandicum — западный вид, кроме Скандинавского полуострова распространен на Фарерских островах, в Исландии, Гренландии, а на востоке спорадически доходит до северо-западной части СССР. На о. Валааме находятся юго-восточные форпосты его распространения, южнее, в Ленинградской области, он отсутствует.

Ribes scandicum — фенно-скандинавский вид, восточные границы ареала которого проходят по Карелии и западной части Двинско-Печорского флористического района. На о. Валааме местонахождение близко к восточному краю ареала.

Итак, мы привели ареалы только тех видов о. Валаама, распространение которых стоит в явном противоречии с современной физико-географической обстановкой и, следовательно, может быть объяснено лишь как результат иной среды изучаемого района в прошлом.

В последние столетия в связи с заселением острова его флора обогатилась пришлыми элементами. Принимая во внимание все сказанное, мы склонны объяснять наличие столь большого количества неморальных элементов в темнохвойной тайге о. Валаама и присутствие на нем десятков видов, свойственных более южным широтам, главным образом историческими причинами. Согласно палеогеографическим и геологическим данным, известно, что несколько тысячелетий тому назад на широте о. Валаама были распространены широколиственные леса в естественной для них в то время обстановке. По-видимому, это имело место в суббореальную климатическую фазу голоцена, остатки флоры которой наблюдаются и севернее о. Валаама, например на широте Северо-Двинской губы Белого моря. С этого времени, вероятно, и остались на острове представители южной флоры.

В голоцене конфигурация морей и линия очертания материков многократно менялись, и изучаемый нами остров во время морских трансгрессий мог быть неоднократно затоплен водой, под которой должна была погибнуть вся флора острова. Однако факты свидетельствуют, что она не погибла, и это дает лишний аргумент в пользу того, что остров, вероятно, при морских трансгрессиях голоцена оставался в какой-то степени сушей, которая и явилась рефугиумом для растений, отступавших позднее, с похолоданием, на юг.

На палеогеографических картах различных фаз голоцена, приведенных в статье Пауля, указано, что высокий северный берег Ладоги и, по-видимому, прилежащий к нему высокий о. Валаам оставались сушей (см. карты: Paul, 1944). Эти палеогеографические данные по распределению суши и водных пространств на северо-западе Европы в голоцене хорошо согласуются с нашими представлениями о возможности сохранения на о. Валааме реликтов среднего голоцена.

Живописность местности и некоторые старинные памятники искусства привлекают на остров ежегодно много экскурсантов, для которых организуются специальные пароходные рейсы. К сожалению, огромное количество посетителей острова неизбежно вытаптывает и срывает на букеты большое количество растений, особенно ярко цветущих: фиалок, орхидей, ирисов, гвоздик и т. д. Это приводит к уничтожению редкостей флоры о. Валаама, который следовало бы превратить в заповедник. Экскурсии можно было бы проводить более организованно, не причиняя ущерба растениям.

Приносим благодарность Р. Н. Шлякову за определение видов рода *Hieracium*.

ЛИТЕРАТУРА

Валаамский монастырь. (1864). 1-е изд. и (1889) 2-е изд. — Васильев В. Н. (1963). Реликты и эндемы северо-западной Европы. Матер. по ист. фл. и растит. СССР, IV. — Гиргидов Д. (1950). Новая древесная растительность на о. Валаам. Изв. Всесоюз. геогр. общ., 5. — Голицын В. (1905). Заметка по поводу распространения *Asperula odorata* L. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 6, 2. — Горчаковский П. Л. (1963). Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. Матер. по ист. фл. и растит. СССР, IV. — Дорофеев П. И. (1963). Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. Матер. по ист. фл. и растит. СССР, IV. — Ильина И. В. (1961). Некоторые особенности роста и развития надземной и корневой системы яблони в условиях южной и юго-западной Карелии. Сборник статей. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 29. — Липский В. И. (1898). Гербарий СПб. Ботанического сада к концу его 75-летнего существования (1823—1898). — Лихонос Ф. Д. (1947). Сады острова Валаама. Сад и огород, 12. — Мальцев А. (1905). К вопросу о распространении *Asperula odorata* L. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 6, 4. — Марченко А. И. (1962). Почвы Карелии. — Озерецковский Н. (1812). Путешествие академика Н. Озерецковского по озерам Ладожскому, Онежскому и вокруг о. Ильменя. — Победимова Е. Г. (1964). О приморских элементах флоры побережий Ладожского озера. Бот. журн., 10. — Попов Е. А. (1961). Физико-географическая характеристика шхерной части Ладожского озера. Тр. лабор. озеровед., 12. — Раменская М. Л. (1960). Определитель высших растений Карелии. — Регель Р. (1912). К флоре побережья Ладожского озера. (Петерб. губ.). Тр. Бюро по прикл. бот., 5. — Романов А. А. (1961). О климате Карелии. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. Журн. Русск. бот. общ., 1. — Толмачев А. И. (1952а). О некоторых задачах и методах исторической фитогеографии. В сб.: Ареал, I. — Толмачев А. И. (1952б). К истории развития флор Советской Арктики. В сб.: Ареал, I. — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах. — Федченко Б. А. (1930). Папоротники Ленинградской области и Карельской республики. — Чернов В. Н. (1955). Весенняя флора Карело-Финской ССР. — Шишкин И. В. (1958). Садоводство в Карельской АССР. Сад и огород, 12. — Ailio L. (1915). Die geographische Entwicklung des Ladoga Sees in postglazialer Zeit und ihre Beziehungen zur Steinzeitligen Besiedelungen. Fennia, 38, 3. — Chydenius J. J. och J. E. Furuhjelm. (1858). Berättelse öfver on Naturhistorisk Resa i Karelen. Notis. p. Flora et Fauna Fennica. IV. — Hultén E. (1950). Atlas över växternas utbreding in Norden. — Klinge J. (1893). Revision der *Orchis cordigera* Fr. und *O. angustifolia* Rchb. — Klinge J. (1898). Diagnoses orchidearum novarum in Calidariis. Acta Hort. Petropol., 17, 1, 2. — Marklund G. (1911). Bidrag till kännedomen om *Taraxacum*-floram in Karelia Ladogensis. Acta soc. p. Flora et Fauna Fennica, 34, 7. — Norrlin J. P. (1883). Symbolae ad Floram Ladogensi-Karelicam. — Nylander F. (1844). Specilegium Plantarum Fennicarum, II, 25. — Nylander W. (1852). Collectanea in floram Karelicam. Notis. s. pro Flora et Fauna Fennica, 2. — Paul K. H. (1944). Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung. Nov. act. Leopoldina, 13, 96—98. — Ruprecht F. J. (1848). In Historiam stirpium Florae Petropolitanae diatribae. — Ruprecht F. (1896). Symbolae Historiam et Geographiam plantarum Rossicarum. — Saelan Th., A. Osw. Kihlman et Hj. Hjelt. (1889). Herbarium Museum Fennici plantae vasculares. Enum. pl. Mus. Fenn. q. ed. soc. pro Flora et Fauna Fennica, II ed.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

STUDIES IN THE FLORA OF THE VALAAM ISLAND (LAKE LADOGA)

By E. G. Pobedimova and V. N. Gladkova

SUMMARY

It is shown by the arealogical investigations of the flora of the Valaam Island that the island is traversed by the northern limits of the distribution areas of numerous more southern species (*Allium strictum*, *Viola persicifolia*, *Thalictrum aquilegifolium* etc.), southern limits of the areas of several arctic and arctoalpine species (*Woodsia alpina*, *Saxifraga caespitosa* etc.). Besides, the eastern limits of the areas of some western species (*Arabis suecica*, *Cerastium scandium* etc.) either traverse the Valaam Island or are situated near it. The authors are inclined to explain this phenomenon by historical causes and to regard the Valaam Island as a refugium for the species that inhabited it at the warmest period of the Holocene (subboreal) and have persisted until our days.

УДК 582.26 : 631.4 (471.21)

Э. А. Штина и М. Б. Ройзин

ВОДОРОСЛИ ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ ХИБИН

(Получено 2 IX 1965)

Исследователи Крайнего Севера неоднократно указывали на широкое распространение почвенных водорослей и на их роль в освоении голых субстратов тундры (Ширшов, 1935; Тихомиров, 1955, 1957; Короткевич, 1958, и др.). Однако специальные исследования по альгофлоре почв Заполярья ограничены работами И. Т. Кошелевой и Л. Н. Новичковой (1958), Е. В. Дорогостайской (1959) и Л. Н. Новичковой-Ивановой (1963, 1964), посвященными водорослям пятнистых тундр или полярных пустынь. На территории Кольского полуострова почвенные водоросли примитивных почв изучали Б. В. Громов (1956, 1957) и М. Б. Ройзин (1960). Некоторые данные о наземных водорослях содержатся в работах Кольской экспедиции АН СССР (Косинская, 1935; Воронихин, 1936, и др.).

Мы провели сравнительное исследование группировок водорослей в подзолистых почвах Кольского полуострова. С одной стороны, сравнивая целинные и окультуренные почвы одного типа, мы смогли отметить влияние окультуривания на группировки водорослей северных подзолов и сопоставить происходящие изменения с изменениями, наблюдаемыми для других типов почв. С другой стороны, мы имели возможность сравнить сообщества водорослей в подзолистых почвах, расположенных на разных высотах Хибинских гор.

Методика

Пробы почвы и растительного опада для исследования водорослей были собраны в течение 1959 (3 срока) и 1960 (6 сроков) гг.; таким образом, можно было проследить сезонную динамику водорослей. Чтобы выяснить влияние обработки почвы на состав и количество водорослей, пробы с пунктов 1 и 4, 2 и 5 брались одновременно.

Количество водорослей определялось двумя методами — путем прямого счета (Штина, 1960а) и микробиологическим методом титра на агаризованной питательной среде (Омелянский, 1940). В последнем случае анализировались свежие образцы почвы и растительного опада в состоянии естественного увлажнения; навески для анализов брались в расчете на сухое вещество. Пробирки с агаровыми культурами выдерживались при комнатной температуре (16—20% °); в пасмурные и короткие дни культуры подсвечивали лампами дневного света.

Из табл. 1 и 2 видно, что данные, полученные разными методами, существенно различаются. Прямым микроскопированием обнаруживается, как правило, гораздо больше водорослей; кроме того, этим методом можно было получить цифры по отдельным типам водорослей.

Состав водорослей в почве мы выясняли культуральным методом, используя 3 вида культур: 1) агаровые культуры в пробирках, 2) водные культуры на среде Данилова и 3) почвенные культуры со стеклами обрастания. Выяснилось, что в агаровых культурах развивается наименьшее число видов. Так, в окультуренном гумусо-железистом подзоле найдено 47 видов, из них в агаровых культурах появилось только 25; в целинном гумусо-железистом подзоле из 29 видов в агаровых культурах обнаружено только 15. С другой стороны, все водоросли, выросшие в агаровых культурах, появились в водных или почвенных культурах. Таким образом, заниженные цифры количеств водорослей, полученные методом титра, обусловлены тем, что многие виды водорослей не растут в агаровых культурах. Надо иметь в виду и то обстоятельство, что при прямом счете у многоклеточных водорослей подсчитываются все клетки, а метод титра дает лишь показатели числа особей.

Стационарные исследования проводились на определенных постоянных участках типичных почв Кольского полуострова. Как и другие почвы Кольского полуострова, исследованные почвы характеризуются следующими общими признаками. Их почвенный профиль маломощный. Почвы кислые, особенно иллювиально-гумусо-железистый подзол и скрытоподзолистая гумусо-иллювиальная почва горно-тундрового пояса. Высокая обменная кислотность почв зависит преимущественно от содержания в них поглощенного алюминия и низкой степени насыщенности щелочноземельными основаниями (Белов и др., 1963).

Целинные почвы

Пункт 1. Песчаный иллювиально-гумусо-железистый подзол на завалуненных песчаных моренных отложениях, в подзоне северной тайги близ ж. д. станции Апатиты, на северо-восточном склоне друмлинообразной возвышенности, около 200 м над ур. м. Редкостойный еловый лес с примесью березы и сосны. В кустарничковом ярусе преобладают черника и брусника, в меньшем количестве произрастают вороника и голубика. Из трав преобладают овсяница овечья, луговик извилистый, реже — золотая розга, лесная герань и др. Зеленые мхи обычны, лишайники встречаются редко.

В почвенных разрезах горизонт лесной подстилки A_0 достигает 0—4 см. Под ним на глубине 4—11 см залегает подзолистый горизонт A_2 ясно белесой окраски. Граница перехода в нижележащий иллювиальный горизонт B_1 извилистая. Горизонт B_1 (11—25 см) темно-охристый, песчаный. Иллювиальный горизонт B_2 (25—35 см) значительно более светлый, чем B_1. Переходный горизонт ВС (35—50 см) желтовато-зеленого цвета. В горизонте С (50—60 см) серовато-зеленый валунно-галечный песок. Все генетические горизонты сильно завалунены.

В почве этого участка обнаружено всего 29 видов водорослей: зеленых 18, желтозеленых 7, синезеленых 2 и золотистых 1 вид; диатомеи в культурах не найдены, но обнаружены несколько раз при прямом микроскопировании. Во все сроки исследования (с 24 VI 1959 по 5 IX 1960) наиболее массовыми видами были *Coccomyxa solorinae* и *Stichococcus minor*; наряду с ними часто встречались зеленые *Chlorococcum humicola*, *Chlorella vulgaris*, *Ch. ellipsoidea* и желтозеленые — *Botrydiopsis arriza* и *Pleurochloris magna*; в значительно меньших количествах обнаруживались виды *Chlamydomonas*, другие одноклеточные зеленые и желтозеленые, а из нитчатых *Hormidium nitens*. Находки синезеленых были единичными: только в конце лета был встречен *Stratonostoc linckia*. Число обнаруженных видов увеличивалось от весны к осени и достигало максимума в августе—октябре. Так, 15 III в пробах, взятых из-под снега, выявлено 5 видов, 22 IV—8, 11 VI—12, 2 VIII и 5 IX — 15 видов. Наибольшее разнообразие видов наблюдалось в верхних слоях — в опаде (17 видов) и в горизонте A_0 (15 видов); в горизонте ВС, на глубине 35—50 см, найдено только 4 вида (исключительно одноклеточные зеленые).

Данные о количестве водорослей (табл. 1) еще нагляднее показывают различия между верхними и более глубокими слоями почвы. Только в опаде (и то не всегда) обнаруживались водоросли в разведении 1 : 100 000, причем исключительно *Coccomyxa solorinae*, *Chlorella ellipsoidea* и *Stichococcus minor*. В горизонтах В и ВС численность клеток была настолько незначительной, что не поддавалась прямому учету.

Цифры табл. 1 показывают некоторые сезонные колебания числа водорослей с максимумом в летние месяцы; в конце лета и осенью (VIII—IX) существенно увеличилось количество синезеленых, которые в иные сроки не обнаруживались прямым микроскопированием. В опаде максимум водорослей тоже приурочен к концу вегетационного периода. Примечательно существенное количество водорослей в пробах, взятых из-под снега 15 III.

Пункт 2. Песчаная, слабоподзолистая гумусо-иллювиальная почва на супесчаных, слоистых речных отложениях, в горно-лесном поясе юго-восточного склона горы Вудъяврчорр в районе Полярно-альпийского ботанического сада (западная часть Хибинского горного массива), 340 м над ур. м. Растительность — еловый лес-черничник с примесью березы. В кустарничковом ярусе распространены черника, вороника, брусника, голубика. Небольшое место занимают травы: лесная герань,

ТАБЛИЦА 1

Количество водорослей в иллювиально-гумусо-железистом подзоле (в тыс. клеток в 1 г сухого вещества), 1960 г.

Дата	Горизонт	Глубина (в см)	По результатам прямого счета				По методу титра (всего)
			синезеленых	зеленых и желтозеленых	диатомовых	всего	
			Целинная почва (пункт № 1)				
15 III	A_0	0—4	0	41.6	0	41.6	10.0
15 III	A_2	4—11	5.0	22.5	5.0	32.5	0.01
11 V	Опад	0	0	0	0	0	100.0
11 V	A_0	0—4	0	75.4	0	75.4	10.0
11 V	A_2	4—11	0	15.6	0	15.6	1.0
10 VI	Опад	0	0	364.0	0	364.0	0.01
10 VI	A_2	0—4	0	85.8	0	85.8	0
2 VIII	Опад	0	0	550.0	0	550.0	100.0
2 VIII	A_0	0—4	36.4	41.6	2.6	80.6	1.0
2 VIII	A_2	4—11	0	5.0	0	5.0	0.01
5 IX	Опад	0	0	0	0	0	100.0
5 IX	A_0	0—4	7.8	29.0	0	36.8	10.0
5 IX	B	11—35	0	2	0	2	0.1
			Окультуренная почва (пункт № 4)				
15 III	Ап	0—10	15.0	132.5	2	147.5	10.0
15 III	Ап	10—20	2	8.1	0	8.1	1.0
11 V	Ап	0—10	2	26.0	2	26.0	1.0
10 VI	Ап	0—10	0	7.8	0	7.8	0
2 VIII	Ап	0—10	2	37.8	2	37.8	10.0
2 VIII	Ап	10—20	8.2	20.2	5.0	33.4	10.0
2 VIII	Ап	10—30	26.0	36.4	2	62.4	1.0

осот разнолистный, купальница европейская, золотая розга и др. Широко распространены зеленые мхи и различные лишайники.

Почвенный профиль неоднородный. Лесная подстилка (A_0) торфянистая, среднеминерализованная, от 1 до 5 см. В подзолистом горизонте (A_2) содержится примесь торфянистых частиц, местами горизонт A_2 вовсе не выражен.

В почве этого участка найдено 37 видов водорослей, в том числе зеленых 18, желтозеленых 11, синезеленых 5 и диатомовых 3 вида. Преобладающие формы — одноклеточные зеленые и желтозеленые: *Coccomyxa solorinae*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum humicola*, *Pleurochloris magna*, *Botrydiopsis minor*, *Polyedriella helvetica*; в меньшей степени — *Stichococcus minor* и *Hormidium nitens*; наряду с ними часто встречались диатомовые *Hantzschia amphioxys* и *Pinnularia borealis*. В отличие от иллювиально-гумусо-железистого подзола, здесь большее разнообразие видов, постоянно встречаются диатомеи и изредка — синезеленые; только в этой почве был обнаружен *Stratonostoc commune*; несколько более обилен, чем в иллювиально-гумусо-железистом подзоле, *Hormidium nitens*.

Наиболее богат водорослями лесной опад — 28 видов. С глубиной видовое разнообразие уменьшается; в горизонте A_0 (0—3 см) — 21 вид; в горизонте B (5—40 см) — 9; в горизонте C (ниже 60 см) — 1 вид (*Chlorococcum humicola*). Общее число видов было примерно одинаковым в течение всего вегетационного периода, начиная с 10 VI, — 21—24 вида; весной, в мае, обнаружено 13 видов, и только 8 видов выявилось в пробах, взятых из-под снега в марте.

Как видно из табл. 2, зеленые и желтозеленые водоросли составляют главную часть общего количества клеток. Вместе с тем в данной почве постоянно присутствуют диатомеи; правда, в количествах, учитываемых прямым микроскопированием, они встречаются только в опаде и в верхних горизонтах почвы. Но, кроме живых клеток, в этих слоях почвы всегда содержится большое количество пустых панцирей диатомей (до 96.6 тыс.

ТАБЛИЦА 2

Количество водорослей в слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве горно-лесного пояса (в тыс. клеток в 1 г сухого вещества), 1960 г.

Дата	Горизонт	Глубина (в см)	По результатам прямого счета					По методу титра (всего)
			сине-зеленых	зеленых и желто-зеленых	диатомовых	всего	пустых панцирей диатомей	
Целинная почва (пункт № 2)								
15 III	A_0	0—3	0	59.4	8.1	67.5	70.2	10
15 III	A_0A_2	3—5	0	2.7	0	2.7	2.7	0.01
11 V	A_0	0—3	32.4	18.9	2	51.3	24.3	10
11 V	B	5—40	0	1.5	0	1.4	0	0.01
10 VI	Опад		2	756.0	108.0	864.0	540.0	10
10 VI	A_0	0—3	0	18.2	5.2	23.4	44.2	10
2 VIII	A_0	0—3	0	64.8	7.2	72.0	57.6	100
2 VIII	A_0A_2	3—5	0	19.4	4.8	24.4	28.8	0.01
5 IX	Опад		2	2.850.0	5.0	2.855.0	5.0	100
5 IX	A_0	0—3	2	71.4	12.6	84.0	96.6	1.0
5 IX	A_0A_2	3—5	6.2	27.9	2	34.1	0	0.1
5 IX	B	5—40	0	2.2	0	2.2	0	0.01
Окультуренная почва (пункт № 5)								
15 III	Ап	0—10	2	22.0	22.0	44.0	144.0	10
15 III	Ап	10—20	0	2.7	2.8	5.5	16.8	1.0
10 VI	Ап	0—10	2.0	1.5	0	3.5	1.5	1.0
10 VI	Ап	10—20	2	3.5	0	3.0	1.5	0.1
10 VI	Ап	20—30	0	1.5	0	1.5	0	0
2 VIII	Ап	0—10	2.9	15.4	10.0	28.3	61.2	10
2 VIII	Ап	10—20	2	2.9	2	2.9	23.8	1.0
5 IX	Ап	0—10	2	21.8	5.6	27.4	49.4	1.0
5 IX	Ап	10—20	2	5.6	2	5.6	22.4	0.1
5 IX	Ап	20—30	0	52.2	0	52.2	39.2	0.1

в 1 г почвы и до 540 тыс. в 1 г опада), которые несомненно оказывают влияние на обмен кремния в этой почве. Для сравнения можно указать, что в гумусо-железистом подзоле количество пустых панцирей не превышало 15.6 тыс. в 1 г, а в большинстве проб, в том числе в опаде, они вообще отсутствовали. По-видимому, накопление пустых панцирей в почве обязано не только жизнедеятельности почвенных диатомей, но и заносу их из постоянных или временных водоемов: в составе учитываемых пустых панцирей часто встречались целые или поврежденные панцири водных видов — *Meridion circulare*, *Ceratoneis arcus*, *Fragilaria* sp. и *Tabellaria* sp. Это обстоятельство еще раз убеждает в необходимости относить к почвенным диатомеям лишь те организмы, которые встречены в почве в жизнедеятельном состоянии (Lund, 1945; Штина, 1960а).

Пункт 3. Оторфованная, скрытоподзолистая гумусо-иллювиальная почва на делювии нефелиновых сиенитов, в горно-тундровом поясе на юго-восточном склоне горы Вудъяврчорр выше границы березового криволесья, 390—395 м над ур. м. Растительность горная, кустарничково-лишайниковая, тундровая. Почва сильно завалуненная, оторфованная, скрытоподзолистая, с горизонтом A_1 до 8 см.

В этой почве обнаружено 30 видов водорослей (табл. 3). Как и в других исследованных почвах, преобладают одноклеточные зеленые и желтозеленые — *Coccomyxa solorinae*, *Chlorococcum humicola*, *Chlorella vulgaris*, *Pleurochloris magna*, *Polyedriella helvetica*; менее развиты зеленые нитчатки — *Stichococcus minor* и *Hormidium nitens*. Полностью отсутствуют нитчатые синезеленые из *Oscillatoriales*. На поверхности почвы и в опаде нередко встречались даже в подснежной пробе крупные колонии *Stigonema minutum*; несколько раз появлялись в культурах *Gloeocapsa minuta* и *Stratonostoc linckia*. Видовой состав водорослей оставался примерно

ТАБЛИЦА 3

Число видов водорослей в подзолистых почвах

Почва	Синезеленых	Зеленых	Желтозеленых	Диатомовых	Других	Всего
Иллювиально-гумусо-железистый подзол (ст. Апатиты)	2	18	7	1	1	29
Та же, окультуренная	15	24	9	3	—	51
Слабоподзолистая гумусо-иллювиальная (Хибины)	5	18	11	3	—	37
Та же, окультуренная	22	23	13	5	1	64
Оторфованная слабоподзолистая гумусо-иллювиальная (Хибины)	3	17	7	3	—	30
Слабоподзолистая под еловым лесом, Ленинградская обл. (по Зауеру, 1956)	2	20	1	15	—	38
Подзолистые почвы под хвойным лесом, Кировская обл. (по Штиной, 1959)	10	21	6	6	1	43
Дерново-среднеподзолистая под хвойным лесом, Кировская обл. (по Юнг, 1963)	6	14	7	1	—	28
Та же, старопахотная	16	17	8	7	—	48

одинаковым в течение всего периода наблюдения, только виды *Chlamydomonas* полностью отсутствовали в мартовских пробах. Общее число видов колебалось от 10—11 в марте—мае до 14—15 в августе—сентябре. Наибольшее видовое разнообразие (до 13 видов в одной пробе) наблюдалось в опаде.

Количественный учет показывает, что общая численность водорослей в оторфованной гумусо-иллювиальной почве стоит на уровне величин, наблюдаемых в первых двух почвах. Главную массу водорослей составляли зеленые и желтозеленые. Синезеленые только в опаде могли быть обнаружены прямым микроскопированием. Максимум числа клеток в опаде и в верхнем горизонте приурочен к летнему периоду, но осенью отмечается накопление клеток в более глубоких слоях.

Окультуренные почвы

Пункт 4. Окультуренный, песчаный иллювиально-гумусо-железистый подзол подзоны северной тайги. Участок в 4 га, в равнинной части Кольского полуострова, в редкостойном словом лесу-черничнике, 190 м над ур. м. Вырубка леса, выкорчевывание пней и вспашка были проведены в 1954 г., в 1955—1957 гг. высевался овес, в 1958 г. — клеверо-тимофеечная травосмесь. Органические и неорганические удобрения и подкормки для трав вносились ежегодно.

Окультуренный участок иллювиально-гумусо-железистого подзола значительно богаче водорослями, чем целинный. Здесь обнаружен 41 вид (табл. 3). Во все сроки исследования и во всех горизонтах преобладающими видами были, как и в целинной почве, зеленые водоросли, основное значение имела нитчатая водоросль *Hormidium nitens*.

Самым существенным отличием окультуренной почвы является разнообразие синезеленых водорослей (15 видов); многие из них, особенно *Stratonostoc linckia* и *Amorphonostoc paludosum*, давали интенсивный рост в культурах. 5 видов синезеленых, выявленных из этой почвы, являются азотфиксаторами; в частности, штамм *Stratonostoc linckia* в альгологически чистой культуре накапливал за 50 дней 3.7—5.7 мг азота на 70 мл среды (Третьякова, 1965). Диатомеи довольно постоянно выявлялись в культурах, но в очень небольших количествах (табл. 1).

По интенсивности развития водорослей окультуренная почва мало отличается от целинной (табл. 1): количество водорослей в слое 0—10 см пахотной почвы выражено цифрами того же порядка, что и количество водорослей в слое 0—4 см целинной почвы. Правда, более глубокие горизонты в окультуренных почвах сравнительно богаче водорослями, особенно осенью.

Пункт 5. Окультуренная слабоподзолистая, гумусо-иллювиальная почва горно-лесного пояса. Участок в лесу в районе первого питомника Полярно-Альпийского ботанического сада, 340 м над ур. м. В 1948 г. и в последующие годы высевался овес, под который ежегодно вносились органические и неорганические удобрения, с 1951 по 1955 г. культивировался клевер. В год посева клевера почва была удобрена торфонавозным компостом из расчета 60 т/га и минеральными удобрениями из расчета: $N_{60}P_{60}K_{60}$. В течение последующих четырех лет под клевер вносились минеральные подкормки. С 1956 г. уход за растениями был прекращен и участок находится в состоянии залежи.

Окультуренная гумусо-иллювиальная почва отличается от целинной значительно бо́льшим разнообразием водорослей: в ней обнаружено 64 вида, причем зеленые и синезеленые представлены равным числом видов (табл. 3). Наряду с одноклеточными зелеными и желтозелеными, преобладающими и в целинном участке, здесь довольно обильны некоторые синезеленые, особенно *Amorphonostoc paludosum*, *A. punctiforme* и *Stratonostoc linckia*. Характерно большее разнообразие зеленых и синезеленых нитчаток и постоянное присутствие *Closterium pusillum* — обычной формы окультуренных дерново-подзолистых почв.

Количество водорослей в окультуренной гумусо-иллювиальной почве находится в общем на уровне численности водорослей в соответствующих горизонтах целинной почвы (табл. 2). Отличием является более выраженная кривая развития водорослей: в июне, в период летней засухи, наблюдалось более резкое снижение числа клеток (как и числа выявленных видов). Очевидно, влажность целинной почвы под лесом была более благоприятной в течение всего вегетационного периода. Вторая особенность окультуренной почвы — заметное накопление водорослей в глубине пахотного слоя (20—30 см) осенью (табл. 2). По-видимому, это связано с вмыванием клеток дождем, о чем говорит и высокое содержание пустых панцирей диатомей на глубине 20—30 см. Подобное обогащение водорослями глубоких горизонтов торфяно-болотной почвы, приуроченное к осеннему периоду, наблюдала Р. М. Куликова (1965).

Обсуждение результатов

Изученные подзолистые почвы Хибин сходны с подзолистыми почвами других районов по соотношению видов разных групп водорослей (табл. 3). Во всех случаях в целинных подзолистых почвах явно преобладают зеленые водоросли, второе место обычно занимают желтозеленые. Синезеленые представлены небольшим числом видов и встречаются спорадически.

Численность водорослей в подзолистых почвах Хибин выражена цифрами того же порядка, что и в подзолистых лесных почвах Кировской области (Штина, 1959; Юнг, 1963).

Однако северные подзолы отличаются от более южных следующими особенностями альгофлоры: 1) преобладание одноклеточных зеленых и желтозеленых, относительно малая роль зеленых нитчаток и полное отсутствие видов *Tribonematales*, которые в изобилии встречались в лесных подзолистых почвах Кировской области; 2) слабое развитие диатомей; даже обычнейшая почвенная диатомея — *Hantzschia amphioxys* — найдена лишь в одной из трех целинных почв (табл. 4); численность диатомей настолько мала, что во многих случаях они не поддаются учету (табл. 2); 3) почти полное отсутствие синезеленых из *Oscillatoriales*; немногие встреченные здесь виды синезеленых относились к *Chroococcales* и *Nostocales*.

Первая из этих черт — обилие одноклеточных зеленых и желтозеленых — является характерным признаком микрофлоры разнообразных северных почв (Громов, 1956; Новичкова-Иванова, 1964). Точно так же указывалось на бедность тундровых почв диатомовыми водорослями (Громов, 1956; Кошелева и Новичкова, 1958; Дорогостайская, 1959). Однако слабое развитие синезеленых и особенно отсутствие *Oscillatoriales* характерны не для всех почв Крайнего Севера, а именно для подзолистых почв, покрытых обильным растительным опадом и имеющих кислую реакцию. В почвах пятнистых тундр и полярной пустыни (Дорогостайская, 1959; Новичкова-Иванова, 1963, 1964) встречены разнообразные

ТАБЛИЦА 4

Список водорослей, обнаруженных в исследованных почвах. I — иллювиально-гумусо-железистый подзол (ст. Апатиты); II — слабоподзолистая гумусо-иллювиальная почва горно-лесного пояса горы Вудъяврчорр; III — оторфованная скрытоподзолистая гумусо-иллювиальная почва горно-тундрового пояса горы Вудъяврчорр

№ п. п.	Виды водорослей	Почва				
		I		II		III
		целинная	окультуренная	целинная	окультуренная	целинная
	Cyanophyta					
1	*Microcystis pulverea* (Wood) Elenk.	—	+	+	+	—
2	*Glococapsa minuta* (Kütz.) Hollerb.	—	—	—	—	+
3	*Stidonema minutum* (Ag.) Hass	—	—	—	—	+
4	*Amorphonostoc paludosum* (Kütz.) Elenk.	—	+	+	+	—
5	*A. punctiforme* (Kütz.) Elenk. f. *punctiforme*	—	+	+	+	—
6	*A. punctiforme* f. *populorum* (Geitl.) Hollerb.	—	+	—	—	—
7	*Stratonostoc commune* (Vauch.) Elenk.	—	—	+	—	—
8	*S. linckia* (Roth) Elenk.	+	+	—	+	+
9	*Anabaena variabilis* Kütz.	—	+	—	—	—
10	*Anabaena* sp.	—	—	—	+	—
11	*Tolyrothrix tenuis* Kütz.	—	—	—	+	—
12	*Mikrochaete tenera* Thur. f. *minor* Hollerb.	—	—	—	+	—
13	*Pseudanabaena papillaterminatum* (Kissel.) Kukk	—	—	—	+	—
14	*Pseudanabaena* sp.	—	—	—	+	—
15	*Phormidium autumnale* (Ag.) Gom.	—	+	—	+	—
16	*Ph. ambiguum* Gom.	—	—	—	+	—
17	*Ph. dimorphum* Lemm.	—	+	—	—	—
18	*Ph. foveolarum* (Mont.) Gom.	—	+	—	+	—
19	*Ph. tenue* (Menegh.) Gom.	—	+	—	+	—
20	*Ph. tenuissimum* Woronich.	—	+	+	+	—
21	*Ph. valderiae* (Dekr.) Geitl.	—	+	—	+	—
22	*Lyngbya aerugineo-coerulea* (Kütz.) Gom.	—	+	—	+	—
23	*Schizothrix friesii* (Ag.) Gom.	—	—	—	+	—
24	*Schizothrix* sp.	—	—	—	+	—
25	*Plectonema edaphica* (Elenk.) Vaul.	—	+	—	+	—
26	*P. boryanum* Gom. f. *hollerbachianum* Elenk.	—	—	—	+	—
27	*P. nostocorum* Born.	+	+	—	+	—
28	*Plectonema* sp.	—	—	—	+	—
	Chlorophyta					
29	*Chlamydomonas elliptica* Korsch.	—	—	—	—	+
30	*Ch. gloeogama* Korsch. f. *humicola* Hollerb.	+	+	—	+	—
31	*Ch. macroplastida* Lund	—	+	—	+	—
32	*Ch. minutissima* Korsch.	+	—	—	—	—
33	*Ch. moewusii* Gerloff var. *major* Lund	+	+	—	+	—
34	*Ch. oblongella* Lund	+	+	—	+	—
35	*Chlamydomonas* sp. sp.	+	+	+	+	+
36	*Palmella* sp.	—	—	+	—	—
37	*Coccomyxa solorinae* Chodat	+	+	+	+	+
38	*Schizochlamydella delicatula* West	—	—	+	—	—
39	*Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh.	+	+	+	+	+
40	*Dictyoccus irregularis* Boye.-Pet.	+	+	+	+	—
41	*Hypnomonas chlorococcoides* Korsch.	—	+	—	—	+
42	*Muriella* sp.	+	—	—	—	—
43	*Macrochloris dissecta* Korsch.	+	+	+	—	+
44	*Chlorochytrium paradoxum* (Klebs) West	—	—	—	+	+
45	*Characium ovatum* Reinsch	—	—	—	+	+
46	*Fernandinella alpina* Chod. et. Korsch.	—	+	—	—	—
47	*Chlorella ellipsoidea* Gern.	+	+	+	+	—
48	*Ch. terricola* Hollerb.	+	+	+	+	+
49	*Ch. vulgaris* Beijer.	+	+	+	+	+

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

№ п. п.	Виды водорослей	Почва				
		I		II		III
		целинная	окультуренная	целинная	окультуренная	целинная
50	*Scotiella levicostata* Hollerb.	—	—	+	+	—
51	*Keratococcus caudatus* Pasch.	+	—	—	—	—
52	*Dictyosphaerium minutum* Boye.-Pet.	—	—	+	—	—
53	*Pleurococcus naegelii* Chodat	+	+	+	+	+
54	*Borodinella polytetras* Mill.	—	+	—	+	—
55	*Stichococcus bacillaris* Näg.	—	—	—	—	+
56	*Stichococcus minor* Näg.	+	+	+	+	+
57	*Ulothrix variabilis* Kütz.	—	+	—	+	—
58	*U. tenerrima* Kütz.	—	+	—	—	—
59	*Hormidium nitens* (Menegh.) Klebs	+	+	+	+	+
60	*H. dissectum* (Gay) Chodat	—	+	+	—	—
61	*Gongrosira terricola* Bristol	—	+	—	+	—
62	*Leptosira* sp.	+	—	+	—	+
63	*Prasiola crispa* (Lightf) Menegh.	—	—	—	—	+
64	*Microthamnion kützingianum* Näg.	—	—	—	—	+
65	*Closterium pusillum* Hantzsch	—	—	—	+	—
66	*Cosmarium decedens* (Reinsch) Bacib.	—	+	+	—	—
67	*C. quadratum* Ralfs	—	—	—	+	—
68	*Cylindrocystis brebissonii* Menegh.	—	+	—	+	—
	Xanthophyta					
69	*Pleurochloris magna* Boye.-Pet.	+	+	+	+	+
70	*Botrydiopsis arriza* Borzi	+	+	+	+	+
71	*B. minor* (Schmidle) Chodat	+	+	+	+	+
72	*Ellipsoidion* sp.	+	+	+	+	+
73	*Monodus subterranea* Boye.-Pet.	+	—	+	—	+
74	*Arachnochloris major* Pasch.	—	—	+	—	—
75	*Polyedriella aculeata* Pasch.	—	+	+	+	+
76	*P. helvetica* Pasch.	+	+	+	+	+
77	*Vischeria stellata* Pasch.	—	—	+	+	—
78	*Gloeobotrys* sp.	—	—	—	+	—
79	*Characiopsis* sp.	—	—	+	+	—
80	*Bumilleriopsis terricola* Matv.	—	—	—	+	—
81	*B. peterseniana* Visch. et Pasch.	—	+	—	+	—
82	*Heterothrix exilis* (Klebs) Pasch.	—	—	—	+	—
83	*Heterothrix* sp.	—	—	+	—	—
84	*Heterococcus chodatii* Vischer	—	—	—	+	—
85	*Heteropedia simplex* Pasch.	—	+	—	—	—
	Euglenophyta					
86	*Euglena mutabilis* Schmitz	—	—	—	+	—
	Chrysophyta					
87	*Chromulina* sp.	+	—	—	—	—
	Bacillariophyta					
88	*Eunotia* sp.	—	—	—	+	—
89	*Navicula* sp. I	—	+	—	+	+
90	*Navicula* sp. II	+	—	—	—	+
91	*N. mutica* Kütz.	—	—	+	—	—
92	*Pinnularia* borealis Ehr.	—	+	+	+	—
93	*Nitzschia palea* Kütz.	—	—	—	+	+
94	*Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun.	—	+	+	+	—

синезеленые нитчатки из *Oscillatoriales*, а виды *Nostocales* отсутствовали только на начальных этапах заселения. Если вспомнить, что альгофлора аридных почв юга характеризуется доминированием и изобилием *Oscillatoriales* (Болышев и Манучарова, 1946; Голлербах и др., 1956; Бут, 1963), то альгофлора подзолистых почв Крайнего Севера представляет собой противоположный полюс эколого-географического ряда.

Имеются некоторые наблюдения о вертикальной зональности распределения почвенных водорослей (Мельникова, 1957; Бут, 1963; Shields a. Durell, 1964). В центральных Восточных Альпах при движении вверх от 3000 до 3800 м над ур. м. обнаружено резкое сокращение числа видов водорослей (Reisigl, 1963). По данным Бута, на Западном Памире с изменением почв и растительности на высотах от 2400 до 3930 м над ур. м. уменьшается разнообразие водорослей; но максимальное число клеток временами наблюдалось в высокогорной почве.

Для выяснения вертикальной зональности сообществ водорослей на горе Вудъяврчорр мы могли сравнить наши материалы по подзолистым почвам с данными Громова (1956) о водорослях примитивных почв и Ройзина (1960) о микрофлоре арктической пустыни. Правда, несходство методики лишает нас возможности сопоставить числа видов, обнаруженных на разных высотах. В высокогорной арктической пустыне (высота 1000—1056 м над ур. м.) поверхность выветривающихся хибинитов заселена зелеными водорослями (около 1000 клеток в 1 г соскоба); под лишайниками число водорослей увеличивается до 10 тыс. в 1 г, а в скоплениях элювиального мелкозема возрастает и разнообразие водорослей (Ройзин, 1960). Здесь же, в примитивных почвах под мхами, травами и кустарничками обнаружено еще большее разнообразие водорослей, хотя численность их остается на уровне 2.4—10 тыс. клеток в 1 г (Громов, 1956; Ройзин, 1960). Во всех случаях доминировали одноклеточные зеленые и изредка встречались диатомеи и синезеленые. В оторфованной скрытоподзолистой почве под кустарничково-лишайниковой растительностью (высота 390 м) сообщество водорослей приобрело черты, характерные для водорослевых ценозов всех северных подзолов и проявляющиеся в ниже расположенных подзолистых почвах, по крайней мере на участках, расположенных выше 200 м над ур. м. (табл. 3). Таким образом, в условиях северной границы лесной зоны в вертикальном профиле сменяют друг друга лишь 2 группировки почвенных водорослей: водорослевое сообщество подзолистых почв, достаточно стабильное в своих свойствах, и сообщества примитивных высокогорных почв, очень разнообразные в зависимости от микроусловий. Как указывает Б. В. Громов (1957), примитивные почвы нередко богаче водорослями, чем подзолы.

В формировании водорослевых группировок подзолистых почв важная роль принадлежит растительному опаду, покрывающему все исследованные целинные почвы. С одной стороны, в опаде водоросли развиваются интенсивнее, чем в почве под опадом (табл. 1, 2). Почти все виды водорослей, развивающиеся в опаде (кроме *Stratonostoc commune*), встречены и в почве и, наоборот, все виды, обнаруженные в почве, присутствуют в опаде. Поэтому можно считать, что растительный опад является не только основным резервом питательных веществ, но и местом размножения почвенных водорослей, откуда они вмываются в генетические горизонты почвы. По-видимому, от интенсивности развития водорослей в опаде зависит их численность в почвенных горизонтах. Наибольшим количеством и разнообразием водорослей отличается растительный опад елово-черничного леса горно-лесного пояса. Это коррелирует с данными о микрофлоре: в растительном опаде горно-лесной тундры общая населенность микроорганизмами в 10—100 раз меньше населенности лесного опада. С другой стороны, опад оказывает отбирающее влияние, ограничивая развитие ряда почвенных и наземных водорослей. Отсутствие многих распространенных групп водорослей определяется специфическими физико-химическими свойствами опада, в частности обилием органического вещества с низким содержанием азота, и соответствующей гетеротрофной микрофлорой.

Поэтому вспашка целинной подзолистой почвы, сопровождающаяся удалением опада, приводит к существенным изменениям группировок водорослей. В данном случае подтверждаются выводы о повышении видового разнообразия водорослей при окультуривании почвы (Штина, 1959, 1964; Юнг, 1963; Куликова, 1965, и др.). Увеличивается число видов всех типов водорослей, но особенно сильно возрастает число видов синезеленых (табл. 3). Бросается в глаза разнообразие видов *Oscillatoriales* в окультуренных почвах (табл. 4), хотя подтвердились наблюдения (Штина, 1959; Юнг, 1963) о возрастании роли азотфиксирующих видов из *Nostocales* и диатомей при окультуривании почвы.

Таким образом, по группировкам водорослей окультуренные северные подзолы становятся сходными с окультуренными подзолистыми и дерново-подзолистыми почвами южной части зоны.

ЛИТЕРАТУРА

Белов Н. П., В. И. Левина, Р. А. Жукова, М. Б. Ройзин, В. Н. Переверзев, К. Н. Манаков. (1963). Почвы Мурманской области и повышение их плодородия. — Болышев Н. Н., Е. А. Манучарова. (1946). О растительности такыров. Вестн. МГУ, 3—4. — Бут В. П. (1963). Сообщества водорослей некоторых почв Западного Памира и их изменения при окультуривании. Автореф. канд. диссерт., Ташкент. — Воронихин Н. Н. (1936). Водоросли, собранные в окрестностях горной станции Академии наук в Хибинах. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 3. — Голлербах М. М. (1936). К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 3. — Голлербах М. М., Л. Н. Новичкова, Н. С. Сдобникова. (1956). Водоросли такыров. В сб.: Такыры Зап. Туркмении. — Громов Б. В. (1956). Наблюдения над водорослями примитивных почв некоторых северных районов СССР. Уч. зап. ЛГУ, 216. — Громов Б. В. (1957). Микрофлора скальных пород и примитивных почв некоторых северных районов СССР. Микробиология, 26, 1. — Дорогостайская Е. В. (1959). К вопросу о почвенной альгофлоре пятнистых тундр Крайнего Севера. Бот. журнал, 3. — Зауер Л. М. (1956). К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 10. — Короткевич Е. С. (1958). Растительность Северной Земли. Бот. журн., 5. — Косинская Е. К. (1935). Материалы к флоре водорослей Кольского полуострова. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 2.— Кошелева И. Т., Л. Н. Новичкова. (1958). О пятнистых тундрах Западной Сибири и их альгофлоре. Бот. журн., 10. — Куликова Р. М. (1965). Изменение флоры водорослей при окультуривании торфяно-болотной почвы. Бот. журн., 3. — Мельникова В. В. (1957). О водорослях основных типов растительности Таджикистана. Тез. докл. Делегатск. съезда ВБО, 7. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1963). Смена синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа. Бот. журн., 1. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1964). О почвенных водорослях Земли Франца-Иосифа. Проблемы Севера, 8. — Омелянский В. Л. (1940). Практическое руководство по микробиологии. — Работнов Т. А. (1934). *Nostoc commune* L. в напочвенном покрове солонцеватых почв Якутии. Сов. бот., 2. — Ройзин М. Б. (1960). Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной арктической пустыни. Бот. журн., 7. — Тихомиров Б. А. (1955). Современное состояние растительного покрова Крайнего Севера СССР и очередные проблемы его изучения. Бот. журн., 4. — Тихомиров Б. А. (1957). Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики. Бот. журн., 11. — Третьякова А. Н. (1965). Сравнительное исследование штаммов азотфиксирующих синезеленых водорослей, выделенных из разных почв СССР. Микробиология, 34, 3. — Ширшов П. П. (1935). Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. Тр. Аркт. инст., 14. — Штина Э. А. (1959). Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 12. — Штина Э. А. (1960а). Методы учета почвенных водорослей как составной части почвенной микрофлоры. Почвоведение, 5. — Штина Э. А. (1960б). Зональность в распространении сообществ почвенных водорослей. В сб.: Докл. сов. почвоведов к VII Международн. конгр. в США. — Штина Э. А. (1964). Участие водорослей в процессах почвообразования. ИАН СССР, сер. биолог., 1. — Юнг Л. А. (1963). Микробиологические анализы в почвенно-агрономических исследованиях. В сб.: Наука — производству. — Lund J. W. (1945). Observation on soil algae. New Phytologist, 44, 2. — Reisigl H. (1963). Über die Verteilung der Bodenalgen in der Gipfelstufe der Ötztaler Alpen. Ber. Naturwiss.-med. Vereins Innsbruck, 53. — Shields L. M., L. N. Durell. (1964). Algae in relation to soil fertility. Bot. Review, 30, 1. — Taylor W. R. (1954). The cryptogamic flora of the Arctic. II. Algae non-planctonic. Bot. Review, 20, 6—7.

Полярно-Альпийский Ботанический сад
Кольского филиала Академии наук СССР
и Кировский сельскохозяйственный институт.

THE ALGAE OF THE PODZOL SOILS IN THE KHIBINY MTS.

By E. A. Shtina and M. B. Royzin

SUMMARY

A comparative investigation of communities of algae inhabiting the podzol soils of the Kola Peninsula was carried out. The object of these studies was to trace the effect of tillage of the northern podzol soils on the communities of algae; the changes in the algoflora taking place in the podzol soils were compared with the corresponding changes observed in other types of soils. Another objective of this work was the comparison of algal communities of the podzol soils at different altitudes in the Khibiny Mts.

A list of forms and species found is given as common for the soils and altitudes studied.

УДК 581.524.3 : 574.1

Ю. М. Мирошниченко и Н. В. Мирошниченко

СМЕНЫ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ПРИМОРСКОЙ ПОЛОСЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ

С 3 рисунками

(Получено 29 I 1965)

С понижением уровня Каспийского моря освобождающееся из-под воды морское дно заселяется сухопутными растениями и на нем формируется почвенно-растительный покров. Изучением смен растительного покрова в Прикаспии занимался ряд исследователей (Бейдеман, 1951 и др.; Быков, 1954; Катышевцева, 1960; Иванов, 1963, и др.), но работы И. Н. Бейдеман велись в Закавказье, а все остальные — на северном и северо-восточном побережье Каспия. Исследования же авторов, результаты которых излагаются в настоящей статье, проводились в приморской полосе Северо-Западного Прикаспия.

Экологические условия прибрежной полосы восточной и западной частей Северного Прикаспия сильно различаются в связи с разной степенью солености морской воды, что обусловливает своеобразие формирования и смен почвенно-растительного покрова. Целью нашей работы являлось выяснение последовательности смен почв и растительности от момента поселения отдельных растений на обнажающемся морском дне, свободном ранее от высших растений, до развития зональных пустынных степей (Шифферс, 1964). Это изучение дает возможность, с одной стороны, проследить за интенсивностью и направлением идущих здесь гологенетических сукцессий, с другой, — позволяет определить для народнохозяйственных целей влияние падения уровня Каспия на изменение запасов естественных кормовых ресурсов в приморской полосе.

Полевые исследования осуществлялись по плану, разработанному под руководством докт. биолог. наук Е. В. Шифферс и проф. А. А. Юнатова. Работы заключались в закладке топо-экологических рядов (профилей) перпендикулярно берегу моря в каждом из выделенных восьми геоморфологических районов в приморской полосе изучаемого района (от Волги до р. Сулак). На профилях геоботаники выделяли и описывали все растительные сообщества, с учетом особенностей, рельефа и почв. Здесь же закладывались почвенные разрезы, или прикопки, и реже гидрогеологические скважины. Топограф вел нивелирный ход и привязывал его к местности. Точно фиксированные границы сообществ и точек описаний позволят в будущем следить за дальнейшим ходом превращений в сообществах и в местах их контакта друг с другом под влиянием изменений экологических условий.

Заселение прибрежной мелководной полосы моря растительностью, формирование почвенно-растительного покрова на освободившейся суше происходит под воздействием колебаний уровня моря, затопления мор-

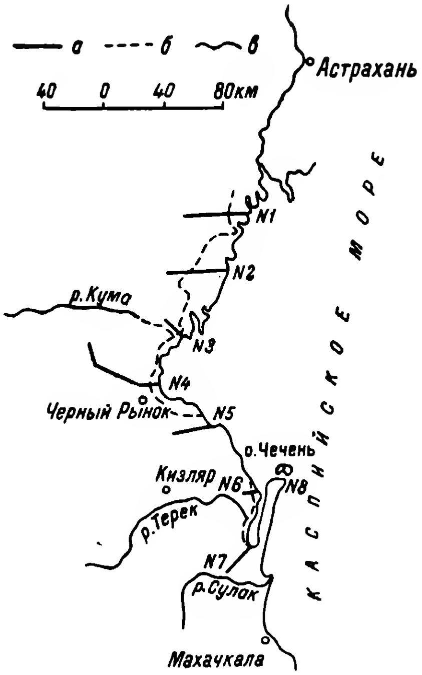


Рис. 1. Карта (схематическая) расположения топо-экологических рядов (профилей), заложенных в 1963 г. в Северо-Западном Прикаспии.

а — профили, *б* — береговая линия до падения уровня Каспийского моря в 1929 г., *в* — современная береговая линия; № *1*—*8* — номера профилей.

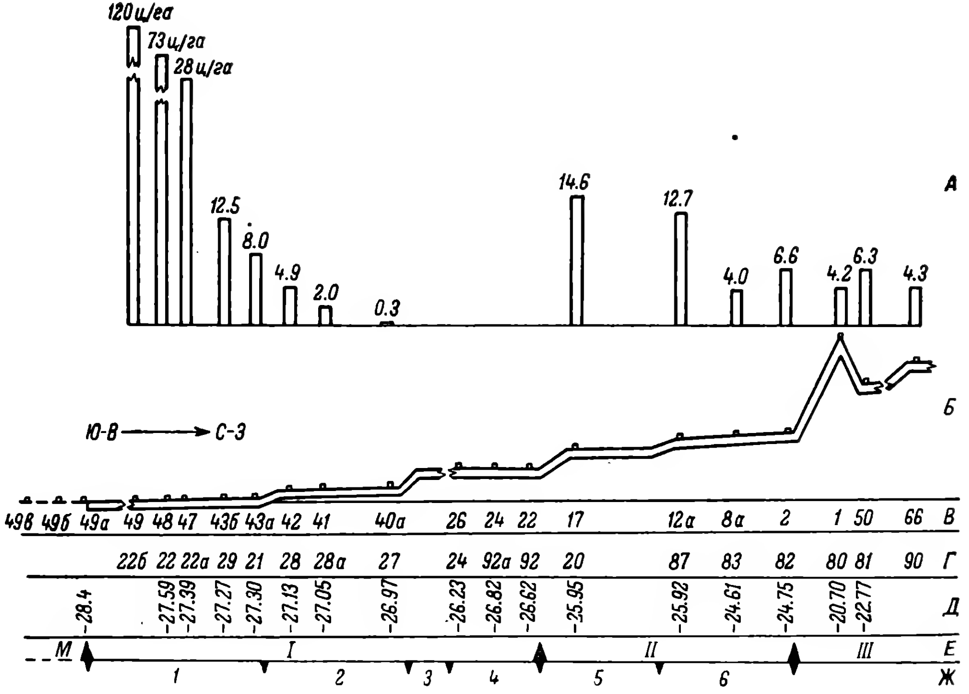


Рис. 2. Схема расположения основных геоботанических описаний на Старо-Бирюзякском профиле и продуктивность надземной растительной массы.

А — валовая (биологическая) продуктивность надземной растительной массы в ц/га; *Б* — топо-экологический профиль с площадками описаний; *В* — номера геоботанических описаний; *Г* — номера почвенных разрезов; *Д* — абсолютная высота (в м); *Е* — приморские террасы; *Ж* — микротеррасы. Микротеррасы *I* террасы: *1* — нижняя, *2* — средняя, *3* — верхняя, *4* — переходная полоса между *I* и *II* террасами; микротеррасы *II* террасы: *5* — нижняя, *6* — верхняя; *III* — третья терраса; *М* — море.

ской водой прибрежной полосы суши и различной степени солености морской воды. Соленость вод восточной части Северного Каспия колеблется от 6 до 13‰ (Блинов, 1959; Винецкая, 1959), а у побережья в западной части она равна, по нашим данным, 0.57‰ в районе расположения профилей № 1—4 (рис. 1) и 2—3‰ у профиля № 5.

В зависимости от того, опресненными или солеными водами омывается или затопляется прибрежная полоса суши, на ней (в зоне непосредственного влияния моря) выделяются 2 направления в формировании и развитии растительного покрова. Одно из них, обусловленное воздействием опресненных Волгой и Тереком морских вод, идет от лугово-болотной к галофитно-луговой и далее к пустынно-степной растительности. Оно проявляется от Волги до Брянской косы и в Аграханском заливе (профили №№ 1, 2, 3, 4, 6, 7; рис. 1). Второе направление, обусловленное влиянием соленой морской воды на прибрежную полосу в глубоководной части моря, идет от эвгалофитной к пустынно-галофитной и далее к пустынной растительности (профили №№ 5, 8; рис. 1). В данной статье рассматриваются исследования по Старо-Бирюзякскому профилю (№ 3), где смены почвенно-растительного покрова проходят под влиянием опресненных вод. Работы на профиле проводились 21—26 VI и 23—30 VIII 1963 г. Геоботанические описания сделаны 21—26 VI Ю. М. Мирошниченко и В. И. Василевичем. Почвенные и топографические работы выполнены 21—26 VI специалистами Южгипроводхоза. 23—30 VIII Ю. М. Мирошниченко провел дополнительные почвенно-геоботанические исследования. Лабораторная обработка почвенных образцов, взятых 23—30 VIII, проводилась Р. Ф. Ивановой (водная вытяжка) и Н. И. Лапиной (гумус, K_2O, P_2O_5). Профиль № 3 расположен северо-восточнее р. Кумы у бывшего поселка Старый Бирюзяк Дагестанской АССР и идет от берега моря с юго-востока на северо-запад. В приморской полосе, в пределах песчаного геоморфологического района по профилю № 3, выделяются прилегающая к берегу мелководная полоса моря и 3 разновозрастных приморских террасы с микротеррасами (рис. 2).[1] Последовательность смен почвенно-растительного покрова на них следующая.

I. Растительность мелководной части моря

В районе профиля № 3 (как и вдоль всего побережья от Волги до Брянской косы) в мелководной части моря сначала поселяется водная растительность. В более глубокой (10—25 см) прибрежной полосе на расстоянии 300—800 м от берега преобладают заросли частухи *Alisma*, наяды *Najas marina*,[2] рдестов *Potamogeton* spp. с общим покрытием 40—50%. Вместе с ними растут в небольшом количестве (от единичных экземпляров до более заметной примеси с общим покрытием до 1%) сусак *Butomus umbellatus*, стрелолист *Sagittaria sagittifolia*, камыши *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani*, рогоз *Typha laxmannii*. При приближении к берегу обилие камышей и рогоза увеличивается, появляется тростник. В полосе 300—50 м от берега при глубине воды от 10 до 2 см господствуют клубнекамыш *Bolboschoenus maritimus* с проективным покрытием до 25%, тростник *Phragmites communis* — до 10%, камыши *Scirpus lacustris*, *S. tabernaemontani* — до 10% и рогозы *Typha laxmannii*, *T. angustifolia* — до 5%, встречающиеся в виде отдельных моно- и полидоминантных пятен, между которыми в воде обильно произрастает ситняг *Heleocharis parvula*. В полосе до 50 м от берега эти же растения образуют заросли с общим покрытием до 60—70%, с окнами воды между ними, составляющими до 30% от общей площади и занятыми ситнягом. Жизненность всех растений в мелководной части моря нормальная. Все они имеют ярко-зеленый цвет. Растения поселяются здесь на морских песчаных с ракушкой отложениях, находящихся под небольшим слоем воды. Переход от моря к суше вследствие чрезвычайно малого уклона местности происходит постепенно, без уступа.

---

[1] Возраст террас и микротеррас определен нами на основании сопоставления нивелирных ходов, привязанных к реперам, с данными Л. С. Берга (1934, и др.), Б. Д. Зайкова (1946), Б. А. Аполлова (1956) и И. П. Беляева (1963) об уровнях Каспийского моря.

[2] Названия растений даются по «Флоре СССР», авторы ради краткости здесь и далее не указываются.

II. Почвы и растительность I приморской террасы

I терраса шириной 6.7 км с отметками от —28.4 до —25.9 м является самой молодой и низкой частью суши в Прикаспии. На I террасе выделяются 3 микротеррасы: нижняя — с отметками от —28.4 до —27.11 м, западная часть которой вышла из-под моря в 1940 г., а ее прибрежная полоса шириной 3 км, постепенно сливающаяся с морем, стала сушей только после 1955 г.; средняя — с отметками от —27.11 до —26.67 м, вышедшая из-под моря в 1937 г., и верхняя — с отметками от —26.67 до —26.0 м, вышедшая из-под моря в 1929 г.

1. Почвы и растительность нижней микротеррасы. Вследствие того что нижняя микротерраса затопляется опресненной морской водой ежегодно осенью и весной, почвогрунты промываются настолько интенсивно, что даже к концу лета, когда происходит усиленное подтягивание солей к поверхности почвы, верхние слои остаются здесь незасоленными (разрез 22б, Ю. М. и оп. 49, Ю. М., 28 VIII).[1] При уровне грунтовых вод у поверхности почвы это создает благоприятные условия для пышного развития тростниковых зарослей, непрерывно следующих вслед за отступающим морем и опоясывающих побережье полосой в 2 км шириной в районе профиля № 3. Тростниковые заросли сплошные, густые (проективное покрытие 100%), высокие (2.5—3.5 м), почти одновидовые. Под пологом тростника изредка встречаются лишь сильно угнетенные экземпляры *Bolboschoenus maritimus*. Биологическая продуктивность надземной растительной массы, определявшаяся путем скашивания ее у поверхности почвы на 4 площадках по 3 м^2 каждая, достигает 120 ц/га воздушно-сухой массы. Почвы здесь наиболее молодые, примитивные лугово-болотные маршевые слабозасоленные супесчаные с ракушкой на новокаспийских отложениях.

На западной окраине тростниковых зарослей (в сторону материка) уровень грунтовых вод снижается до 1 м. При этом на одном и том же месте последний колеблется в течение всего периода вегетации. Так, уровень грунтовых вод 24 VI был на глубине 93 см, а 28 VIII — на глубине 102 см. Понижение грунтовых вод при постоянном подпитывании их морской водой объясняется огромной транспирацией тростника. Здесь (оп. 48, Ю. М., табл. 1) тростник редеет, имеет меньшую высоту и диаметр побегов, чем в вышеописанных зарослях. Продуктивность сообщества снижается до 73 ц/га. Заметим, что эти тростниковые заросли развились на том участке, который до 1955 г. был еще покрыт водой, а заросли используются с 1959—1960 гг. под сенокосы, т. е. формирование тростниковых сообществ произошло примерно за 5 лет. Под пологом тростника (оп. 48) появляются *Salicornia herbacea*, *Suaeda salsa*, *Limonium gmelinii*, *Aeluropus litoralis*, *Puccinellia gigantea*, хотя и в небольшом количестве, с общим покрытием до 2% (табл. 1). Внедрение галофитов в травостой объясняется увеличением засоления. Тростниковые заросли располагаются на аллювиально-маршевых слабосолончаковых карбонатных супесчаных почвах (р. 22, Ю. М.). Почвы с поверхности (0—2 см) легкосуглинистые, слабозасоленные (сумма ионов=0.51%). Тип засоления этого горизонта хлоридно-сульфатный ($Cl : SO_4=0.6$), кальциевый ($Na : Ca+Mg<1$; $Ca : Mg>1$). С 2 до 17 см расположены 2 незасоленных горизонта: 2—9 см, песчаный с суммой ионов 0.13% и 9—17 см, супесчаный с суммой ионов 0.23%. Глубже 17 см засоленность почвы увеличи-

---

[1] Инициалы у номеров описаний принадлежат: А. Р. — А. Н. Руденко, В. В. — В. И. Василевич, Е. С. — Е. В. Стефановой и Ю. М. — Ю. М. Мирошниченко.

ТАБ

Геоботанические описания вдоль профиля

Экологические группы и растения	Обнажение					
	с 1955 г.				с 1940 г.	
	нижняя микротерра					
	Фитоце					
	тростниковый, оп. 48, р. 22		бескильницевый, оп. 47, р. 22а		бескильницевый, оп. 43б, р. 29	
	расстояние					
	2.4		2.8		3.8	
	общее					
	80		60		50	
	средняя					
	170		50		36	
	биоло					
	73		28		12.5	
	проек					
	%	см	%	см	%	см
Лугово-болотная						
Phragmites communis	80	170	6	110	8	60
Галофитно-луговая						
Aeluropus litoralis	+	12	—	—	—	—
Puccinellia gigantea	0.5	24	50	50	40	36 (25—50)
Лугово-галофитная						
Atriplex pedunculata	—	—	0.5	5	0.5	5
Halocnemum strobilaceum	—	—	—	—	—	—
Frankenia hirsuta	—	—	—	—	—	—
Limonium gmelinii	1	15	3	15	1	15
L. caspium	—	—	—	—	—	—
Salicornia herbacea	0.5	7	—	—	0.5	6
Salsola soda	—	—	—	—	—	—
Spergularia salina	—	—	—	—	—	—
Suaeda salsa	+	8	—	—	—	—
Tamarix ramosissima	—	—	0.5	80	—	—
Гликогалофитно-лугово-степная						
Artemisia monogyna	—	—	—	—	—	—

Примечание. Проективное покрытие (обилие) определялось по Л. Г. Рамен
ческое описание, р. — почвенный разрез.

ЛИЦА 1

а I (наиболее молодой) террасе (22—26 VI 1963)

орского дна									
с 1940 г.		с 1937 г,							
а		средняя микротерраса							
овы									
тростниково-бескильницевый, оп. 43а, р. 21		кермеково-бескильницевый, оп. 42, р. 28		солеросово-кермековый, оп. 42а, р. 96		бескильницевый, оп. 41, р. 28а		солянковый разреженный, оп. 40а, р. 27	
от берега моря до разрезов (в км)									
4.5		5.0		5.02		5.3		5.8	
роективное покрытие травостоя (в %)									
23		21		4		10		< 1	
ысота травостоя (в см)									
22		20		14		1.5		4	
ическая продуктивность (в ц/га)									
8.0		4.9		0.5		2.0		0.3	
ивное покрытие (в %) и высота (в см) каждого вида									
%	см	%	см	%	см	%	см	%	см
7	40 (17—50)	0.3	25 (16—57)	0.1	20—25	+	15—50	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	22 (10—42)	15	20 (10—40)	0.1	5—20	10	15 (10—25)	+	6
0.4	3—7	+	7	—	—	+	—	+	4
—	—	—	—	—	—	—	—	+	4
—	—	+	15	—	—	+	—	+	4
1	14	5	18	3	14 (10—17)	+	20	+	5
+	20	0.2	30	—	—	+	20	+	2
2	3—7	0.5	5	1	3—12	+	5	+	5
+	15	+	15	—	—	+	—	—	—
+	18	0.3	15	—	—	+	15	—	—
+	15	—	—	0.1	8	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0.2	14—25	+	30	+	10—15	—	—

скому (1938); знак + указывает на редко встречающиеся растения. Оп. — геоботанивается. В среднесуглинистом горизонте 17—59 см сумма ионов достигает 0.91% (среднее засоление), а с 59 до 137 см следуют легкосуглинистые и среднесуглинистые опесчаненные слои, сильно засоленные, с суммой ионов около 1.7%. При сопоставлении степени засоленности с механическим составом почв наблюдается тесная зависимость засоленности от механического состава. Рассмотрение качественного состава солей показывает, что с глубины 17 см на долю сульфатов Ca, Mg и Na приходится около 80% от суммы всех солей, в том числе 40% — на гипс. Слабая засоленность верхних горизонтов (2—17 см), накопление максимума солей на значительной глубине (104 см) даже после сухого периода без дождей и хлоридно-сульфатный тип засоления по всему профилю, с одной стороны, а с другой — относительное увеличение роли хлор-иона (Cl′) в верхних горизонтах (до 17 см) по сравнению с нижними (в слое 0—2 см $Cl : SO_4=0.61$, ниже 17 см $Cl : SO_4=0.3$; в гор. 0—2 см хлориды составляют 28%, в гор. 2—17 см — 41% от суммы всех солей, а ниже 17 см их участие уменьшается до 21—17%) говорит о чередовании в почве процессов засоления и рассоления. Это связано с динамикой влажности (промывание опресненной морской водой осенью и весной, а также осенне-зимне-весенними осадками), испарением почвы и транспирацией тростника при близком уровне грунтовых вод. Однако относительное накопление SO_4'' в верхних горизонтах по сравнению с Cl′ свидетельствует о преобладании процессов рассоления над процессами засоления. Наряду со слабой засоленностью (0—2 см) или незасоленностью (2—17 см) верхних горизонтов, в которых находится максимум корневищ тростника, в данной почве имеется благоприятное для развития тростника соотношение солей. Так, в гор. 0—2 см основную роль среди солей играют $MgSO_4$, NaCl и $CaSO_4$; первые две составляют по 28%, а $CaSO_4$ — 20% от суммы всех солей; $Ca(HCO_3)_2$ составляет 15%. Соли $MgSO_4$ и особенно NaCl очень вредны для растений, но при нахождении их в смеси с другими солями — $CaSO_4$ и $Ca(HCO_3)_2$ благодаря явлению антагонизма ионов ядовитое влияние их значительно снижается. В среднезасоленных (17—59 см) и сильнозасоленных (59—137 см) горизонтах на долю гипса приходится 40—52% от суммы всех солей. Гипс и определяет здесь хлоридно-сульфатное засоление. В горизонтах от 17 до 137 см участие NaCl, одной из самых ядовитых для растений солей, уменьшается с 28 до 21—17%, а $MgSO_4$ — с 28 до 17—12%. Увеличение же доли Na_2SO_4 с 8 до 14—16%, являющейся менее вредной, чем NaCl, при имеющемся соотношении солей, большую роль среди которых играет гипс, не оказывает пагубного действия на тростник, находящийся здесь в хорошем состоянии.

К западу от монодоминантных тростниковых сообществ на полосе шириной 1.1 км чередуются бескильницевые (*Puccinellia gigantea*) и бескильницево-тростниковые сообщества. Бескильницевые луга (оп. 47, Ю. М., табл. 1), сменяющие на профиле тростниковые заросли и произрастающие на аналогичных, но более засоленных почвах, имеют густой высокий травостой с господством бескильницы и примесью тростника и галофитов. Жизненность всех растений вполне нормальная, продуктивность фитоценоза достигает 28 ц/га. Уровень грунтовых вод здесь около 1 м, далее от берега (оп. 43б) он снижается до 1.2 м.

В бескильницевом сообществе (оп. 43б, Ю. М.), расположенном в 1.2 км на запад от оп. 47, густота травостоя еще довольно большая, но высота и толщина побегов бескильницы и диаметр дерновин почти в 2 раза меньше, чем в оп. 47. Продуктивность этих сообществ — 12.5 ц/га. Резкое уменьшение высоты травостоя и падение его продуктивности объясняются увеличивающимся засолением почвы. Почва (р. 29, Ю. М.) под этим бескильницевым сообществом (оп. 43б) формируется на аллювиальных слоистых отложениях. Степень засоления по горизонтам связана с механическим составом: гор. 0—2 см легкосуглинистый, слабозасоленный, с суммой ионов 0.45%; 2—14 см — супесчаный незасоленный, с суммой ионов 0.18%; гор. 14—104 см — чередование тяжелосуглинистых слоев с супесчаными, степень засоления которых здесь лежит в средних пределах, при этом в суглинистых слоях сумма ионов равна 1%, в супесчаных — 0.5%. От 0 до 69 см и на глубине 110—117 см засоление сульфатно-хлоридное, магниево-натриевое ($Cl : SO_4 = 1-2$; $Na : Ca+Mg = 1-4$; $Ca : Mg < 1$). На глубине 69—82 и 90—104 см засоление хлоридное ($Cl : SO_4 > 2$), магниево-натриевое, но отношение $Ca : Mg = 0.39$ и 0.46, т. е. наименьшее из всех горизонтов. Засоленность почвы с поверхности, хотя и незначительная, относительное накопление Cl' по сравнению с SO_4'' в верхних горизонтах, с одной стороны, а с другой — наличие под верхним слабозасоленным слоем обессоленного горизонта и максимального содержания солей и Cl' с глубины 69 см указывают на чередование процессов засоления и рассоления. Относительное же накопление Cl' в верхних горизонтах по сравнению с SO_4'' говорит, что засоление в этой почве идет более интенсивно, чем рассоление. Это объясняется тем, что данная почва ввиду большей удаленности от берега в меньшей степени промывается опресненной морской водой. По составу солей эта почва аналогична предыдущей, но соотношение их в р. 29 является менее благоприятным для растительности вследствие преобладания NaCl. Засоление почвы по Cl' в р. 29: 0—2 см — среднее (0.13% Cl'), 2—14 см — слабое (0.06%), 14—104 см — сильное (>0.2%), а в р. 22 до 17 см засоление по Cl' слабое, с 17 см до конца профиля — среднее.

Западная окраина нижней микротеррасы (оп. 43а, Ю. М.) затопляется значительно меньшим слоем воды, чем восточная, поэтому почвогрунты здесь промываются слабо. С наступлением жары соленые грунтовые воды с глубины 1.5 м поднимаются по капиллярам к поверхности, обусловливая сильное засоление верхних горизонтов почвогрунтов даже в начале лета. К тому же постоянное подпитывание и ежегодное затопление морской водой предыдущей прибрежной полосы обусловливают отжатие из нее засоленных грунтовых вод к периферии нижней микротеррасы (полоса с оп. 43а, р. 21, А. Р., 25 VI), что вызывает в последней дополнительное засоление. Здесь формируется тростниково-бескильницевое сообщество со значительной примесью галофитов, под которым развивается аллювиально-маршевая солончаковая карбонатная почва. На поверхности образуется несплошная солевая корочка (0—0.5 см) с хлоридно-сульфатным, кальциевым засолением. Горизонты 0.5—7 и 7—13 см имеют хлоридный, магниево-натриевый тип засоления ($Cl : SO_4 > 2$; $Na : Ca+Mg = 1-4$, $Ca : Mg < 1$). Они являются средне- и слабозасоленными (сумма ионов — 0.797 и 0.317%). По содержанию в них Cl' (0.32 и 0.14%) гор. 0.5—7 см сильно засолен, а гор. 7—13 см средне засолен. На долю NaCl в этих горизонтах приходится 61.4 и 67.2% от суммы всех солей. Наличие с поверхности почвы хлоридного засоления с хлоридно-сульфатным засолением корочки говорит о чередовании процессов засоления и рассоления при значительном преобладании засоления. Это при превалирующей роли NaCl среди солей создает неблагоприятные условия для развития растительности, резко отрицательно влияет на такие показатели фитоценоза, как проективное обилие, высоту и жизненность растений (оп. 43а, табл. 1). Проективное обилие *Puccinellia gigantea* — эдификатора в сообществах с оп. 43б и 43а — снижается с 40 до 14%, зато в 4 раза увеличивается обилие *Salicornia herbacea* и появляются такие галофиты, как *Salsola soda*, *Suaeda salsa*, *Spergularia salina*, *Limonium caspium*. Резко уменьшается высота бескильницы, с 50 см в оп. 47 до 36 см в оп. 43б и до 22 см в оп. 43а. Высота тростника снижается со 110 до 40 см. Ухудшается внешний вид бескильницы. В оп. 43а она имеет не желтовато-зеленый свежий цвет, а грязно-блекло-соломистый. Стебли у бескильницы становятся тоньше, а листья у́же. Резко снижается и продуктивность фитоценоза, достигая лишь 8 ц/га.

2. Почвы и растительность средней микротеррасы. Средняя микротерраса шириной в 1 км затопляется один раз в 2, реже в 3 года, и более соленой водой, так как затопление происходит в более сильные моряны, когда морская вода сильно осолоняется вследствие перемешивания верхнего опресненного слоя с нижними засолен-

ными. Поэтому почвогрунты промываются здесь значительно слабее, что обусловливает большее засоление почв. На средней микротеррасе развиваются аллювиально-маршевые сильно солончаковые карбонатные почвы (р. 28, А. Р.), которые имеют несплошную солевую корочку, как и в р. 21, но с бóльшим в 3 раза количеством солей. В верхних горизонтах имеется хлоридное, натриево-магниевое засоление ($Cl : SO_4 = 2.7$; $Na : Ca + Mg = 2.0-2.4$; $Ca : Mg < 1$).

С 13 см начинается хлоридно-сульфатное, кальциевое засоление, что связано с наличием здесь значительного количества гипса (37% от суммы всех солей). Засоленность горизонтов следующая: корочка (1.5 см) — солончаковая, 1.5—13 см — слабая (сумма ионов 0.33%), 13—28 см — сильная (сумма ионов 1.26%). Засоление по Cl' соответственно равно: очень сильное (>2%), среднее (0.14%) и сильное (>0.2%). Наличие хлоридного засоления с поверхности, говорящее о прогрессивно идущем в данной почве процессе засоления, преобладание NaCl среди солей ухудшают условия произрастания растений, которые здесь сильно угнетены и изрежены (оп. 42, Ю. М.). Растительность здесь претерпевает большие изменения — почти полностью выпадает тростник; при резком снижении его высоты (до 25 см) возрастает количество галофитов, их участие составляет до 30% от общего покрытия травостоя, а в бескильницевом сообществе с оп. 47 участие галофитов составляет только 7%. Сообщество превращается в кермеково-бескильницевое (табл. 1). Бескильница и тростник сильно угнетены. В связи с ухудшающимися условиями промывания здесь малейшие повышенные участки засоляются вплоть до образования солончаков, так как испарение на повышениях идет интенсивнее, чем в понижениях. Бескильница на наноповышениях почти целиком выпадает из травостоя, примером чего является оп. 42а, Ю. М., находящееся в 20 м от оп. 42. Солончаковых пятен, аналогичных оп. 42а, диаметром до 5—20 м, насчитывается до 10% от общей площади. В предыдущем же поясе (оп. 43а) солончаковые пятна диаметром до 1 м с изреженной растительностью встречаются единично. К западу (оп. 41, В. В.) засоление почвы увеличивается еще больше, что вызывает снижение общего покрытия травостоя до 10%, а его высоты до 15 см. Тростник еще встречается, но очень редко. Появляется *Halocnemum strobilaceum*. На западной окраине микротеррасы травостой еще более изреживается и сменяется полосой почти голого лугового солончака (оп. 40а, Ю. М.), на котором в небольшом количестве сохраняются лишь галофиты. Но в условиях сильного засоления даже галофиты очень угнетены (табл. 1). Тип засоления солончака (р. 27, А. Р.) сульфатно-хлоридный, кальциево-натриевый. Сумма ионов в гор. 0—11 см равна 1.44%.

Таким образом, увеличение засоления от слабого до сильного и смена менее вредного хлоридно-сульфатного типа засоления вредным сульфатно-хлоридным и особенно хлоридным при незначительном заглублении грунтовых вод обусловливают изреживание, а затем и выпадение из травостоя тростника и замену его бескильницей. Подтверждением смены тростниковых сообществ бескильницевыми являются мощные прослойки отмерших погребенных корневищ тростника на глубине 10—30 см, повсеместно расположенные под бескильницевыми сообществами. Последние с увеличением засоления изреживаются, уступая место сначала отдельным солончаковым пятнам, а затем и сплошной полосе голого солончака. Смена тростниковых сообществ бескильницевыми при довольно близком уровне грунтовых вод (1—1.5 м) и залегании капиллярной каймы на глубине 10—20 см, т. е. в условиях обилия влаги в почве, указывает на невысокую солеустойчивость тростника и его чувствительность к хлоридному засолению. *Puccinellia gigantea* выдерживает значительное засоление, произрастая даже на сильнозасоленных почвах и единично встречаясь на солончаках, где тростник полностью выпадает.

3. Почвы и растительность верхней микротеррасы. Здесь на слабо закрепленном песчаном массиве, 850 м в поперечнике, наблюдается следующее чередование сообществ (с востока на

запад): вейниковые (с преобладанием *Calamagrostis epigeios*) заросли на бывшем прибойном валу сменяются более разреженным сообществом Calamagrostis epigeios+Artemisia monogyna+Bromus tectorum, которое западнее сменяется костровым (с *Bromus tectorum*).

В переходной полосе между I и II террасами обширные участки плоской равнины от 0.5 до 3—5 км в поперечнике покрыты эфемеровыми сообществами (оп. 26 и 22, табл. 2), образовавшимися на суглинистых с песчаной прослойкой солончаковых (оп. 26) и солончаковатых (оп. 22) аллювиально-маршевых почвах. Значительное увеличение сухости и засоления суглинистых почв при большем понижении грунтовых вод привело к выпадению из травостоя лугово-болотных и луговых растений. Свидетелями смен растительности в данной полосе являются погребенные корневища тростника и единичные, частично сохранившиеся к 1963 г., отмирающие экземпляры *Puccinellia gigantea* и *Limonium gmelinii*. Здесь после освобождения суши из-под воды в 1933—1936 гг. образовались тростниковые заросли, на месте которых в дальнейшем возникли луга с бескильницей и кермеком Гмелина, которые к 1960 г. исчезли, сменившись малопродуктивными неустойчивыми эфемеровыми сообществами.

ТАБЛИЦА 2

Геоботанические описания вдоль профиля на западной окраине I террасы (22—26 VI 1963 г.)

Экологические группы и растения	Обнажение морского дна: с 1933—1936 гг.					
	фитоценозы					
	мортуково-гулявниковый, оп. 26, р. 24		бескильницево-солончаково-полынный, оп. 24, р. 92а		кострово-вульпиевый, оп. 22, р. 92	
	общее проективное покрытие травостоя (в %)					
	40		80		60	
	средняя высота травостоя (в см)					
	40		50		25	
	расстояние от берега моря до разрезов (в км)					
	8.5		8.85		8.9	
	проективное покрытие (в %) и высота (в см)					
	%	см	%	см	%	см
Галофитно-луговая						
Puccinellia gigantea	—	—	15	30—55	—	—
Лугово-галофитная						
Atriplex tatarica	—	—	5	20—45	+	30
Petrosimonia crassifolia	—	—	2.5	10—31	5	15
Гликогалофитно-лугово-степная						
Artemisia monogyna	—	—	55	40—60	1	50
Гликофитно-лугово-степная						
Polygonum gracilius	—	—	0.3	24—38	—	—
Senecio vulgaris	—	—	0.4	40	—	—
Гликофитно-пустынно-степная						
Alyssum desertorum	0.3	6	—	—	—	—
Bromus japonicus	0.5	18	0.3	42—50	20	25
B. tectorum	0.3	20	—	—	2	25
Descurainia sophia	23	40—60	—	—	—	—
Eremopyrum orientale	0.5	27	—	—	—	—
E. triticeum	8	20—35	1.5	11—24	+	20
Lepidium perfoliatum	0.3	35	—	—	+	30
Poa bulbosa	4	18	—	—	—	—
Vulpia ciliata	5	23	—	—	30	25

Возникновение последних стало возможным благодаря тому, что развитие эфемеров приходится на период наибольшего рассоления верхнего слоя почв. Ко времени летнего подъема солей эфемеры заканчивают свое развитие, чем и объясняется приспособленность эфемеровых сообществ к солончаковым суглинистым почвам, водный и солевой режим которых губителен для многолетней длительновегетирующей луговой растительности. На песчаных и супесчаных почвах, имеющих один возраст с суглинистыми, в обильно увлажняемых за счет поверхностного стока лощинках еще поддерживается лугово-степной тип развития со значительным участием галофитно-лугового растения — бескильницы гигантской (оп. 24, табл. 2).

При дальнейшем углублении грунтовых вод остепнение происходит значительно интенсивнее, бескильница выпадает из травостоя целиком. На смену ей приходит *Artemisia monogyna* с примесью степных элементов (*Gypsophila paniculata*, *Syrenia siliculosa*). Дальнейшие смены растительности будут проходить здесь в сторону усиления остепнения, аналогично сменам растительного покрова на II и III террасах.

III. Почвы и растительность II приморской террасы

II терраса находится на уровне —25.7—(—23.7) м; увлажнение атмосферное. Только в очень сильные моряны (как в 1952 г.) морская вода затопляет и II террасу. Грунтовые воды здесь углублены до 2.5—3 м. В самом начале II террасы, с востока, на участке, вышедшем из-под воды в первом десятилетии XX в., находится примитивная лугово-бурая солончаковатая карбонатная песчаная по всему профилю почва (р. 20, А. Р.) под монодоминантным полынным сообществом (Artemisia monogyna ass., оп. 17, Ю. М., табл. 3). Наряду с гликогалофитно-лугово-степным эдификатором (*Artemisia monogyna*) в качестве незначительной примеси в травостое принимают участие и виды лугово-галофитной растительности — *Aeluropus litoralis*, *Atriplex verrucifera*, а с другой стороны — представители гликофитно-пустынно-степной растительности — *Kochia prostrata*, *Poa bulbosa* и др. Подобное сочетание растений с разной экологией объясняется условиями засоления почв. Верхние горизонты почвы (до 46 см) обессолены, с 46 до 135 см почва слабо засолена (сумма ионов=0.54%), глубже 135 см — средне засолена (сумма ионов=0.56%). Засоление в верхнем засоленном горизонте (46—66 см) сульфатное, кальциевое ($Cl : SO_4 < 0.2$; $Na : Ca+Mg < 1$, $Ca : Mg > 1$), что связано с наличием здесь гипса, на долю которого приходится 72.3% от суммы всех солей. В нижележащих горизонтах засоление сульфатно-хлоридное ($Cl : SO_4 = 1—2$), магниево-натриевое ($Na : Ca + Mg = 1—4$, $Ca : Mg = 1$), причем на долю $NaCl$ и $MgSO_4$ приходится соответственно 52 и 24.1% от суммы солей. Нижняя граница верхнего засоленного горизонта совпадает с верхней границей капиллярной каймы, где происходит смена типа засоления. Наличие верхних обессоленных горизонтов указывает на прогрессивно идущий процесс рассоления. Засоленность по Cl' от 0 до 66 см очень слабая ($\leqslant 0.04\%$ Cl'), с 66 см до конца профиля — средняя (0.1—0.2% Cl'), что обусловливает преимущественное развитие полыни солончаковой. Монодоминантное солончаковополынное (*Artemisia monogyna*) сообщество (оп. 17, Ю. М.) сформировалось на суше, имеющей возраст около 60 лет. На суше 80-летнего возраста появляется в виде примеси к полыни солончаковой *Agropyrum sibiricum*, который с увеличением возраста суши увеличивает свое обилие. Так, на бывшем морском дне, расположенном на более повышенной части II террасы (—24.61 м) и освободившемся из-под воды в начале XIX в., развивается уже типичная для зональных пустынно-степных сообществ кохиево-житняковая (Agropyrum sibiricum+Kochia prostrata) ассоциация, хотя еще и с небольшой примесью *Artemisia monogyna* (оп. 12а, Ю. М., табл. 3). Почва под этим сообществом примитивная лугово-бурая песчаная солончаковатая карбонатная (р. 87, Е. С.). К этому же типу относится и почва предыдущего разреза (р. 20), однако засоленный горизонт в р. 20 начинается с 46 см, а в р. 87 —

с 60 см. Верхний засоленный горизонт в р. 87 (60—100 см) по сумме солей является среднезасоленным (сумма ионов=0.75%), засоление сульфатное ($Cl : SO_4 < 0.2$), кальциевое ($Na : Ca+Mg < 1$, $Ca : Mg = 21$), на долю гипса приходится 83.9% от суммы солей; по содержанию Cl′ р. 87 является незасоленным до 100 см (Cl — 0.008%). В р. 20 уже с 46 см засоление по Cl′ очень слабое, а с 66 см — среднее. Капиллярная кайма р. 87 начинается со 100 см, в р. 20 — с 66 см, что связано с более высоким уровнем грунтовых вод в р. 20. Верхняя граница капиллярной каймы совпадает с горизонтом, в котором значительно увеличивается роль Cl. То, что почва в р. 87 обессолена до глубины 60 см и что она имеет благоприятные для развития гликофитной растительности соотношения солей (Cl по всему профилю не >0.008%; хлориды составляют не более 1.5% от суммы солей), обусловливает здесь (р. 87) преобладание видов степной (*Agropyrum sibiricum*, *Artemisia austriaca*) и гликофитно-пустынно-степной (*Kochia prostrata*, *Poa bulbosa* и др.) растительности. Житняк сибирский и кохия, являющиеся эдификаторами данного сообщества (оп. 12а), развиты очень хорошо, имеют высокую жизненность. Генеративные побеги житняка очень мощные, колосья большие (8—12 см). Диаметр дерновины достигает 20 см. Валовая продуктивность сообщества 12.7 ц/га.

Появление в песчаной почве прослоек суглинка вызывает перераспределение солей с наибольшим накоплением их в суглинистых слоях. Так, в р. 83, Ю. М., в средней части II террасы суглинистая прослойка находится на глубине 14—18 см, выше и ниже которой идут супесчаные и песчаные слои. Суглинистая прослойка сильно засоленная (сумма ионов=0.96%). Слои от 0 до 14 см не засолены, от 18 до 42 см — средне засолены (сумма ионов=0.7%), 48—77 см — слабо засолены, 77—106 см — не засолены, 106—130 см — средне засолены. До 106 см засоление сульфатное, кальциевое, со 106 см — хлоридно-сульфатное, кальциевое. Граница капиллярной каймы (106 см) совпадает с верхней границей горизонта, в котором увеличивается роль Cl′. Наличие у поверхности почвы обессоленных горизонтов даже в сухой период, а также относительное преобладание в верхних засоленных горизонтах сульфатов над хлоридами говорит о происходящем процессе рассоления, как и в р. 20 и 87. Несмотря на одновозрастность почв в р. 83 и 87, почва в р. 83 является солончаковой, более засоленной, чем в р. 87. В гор. 14—18 см р. 83 содержание Cl′=0.011%, т. е. он очень слабо засолен по хлору, а в р. 87 засоление по Cl′ отсутствует. Наличие Cl′ на глубине от 14 до 18 см обусловливает полное выпадение таких степных элементов, как *Agropyrum sibiricum* и *Artemisia austriaca*. Развивается здесь кохиевое (*Kochia prostrata*) сообщество (оп. 8а, Ю. М., табл. 3), так как кохия более устойчива к засолению, чем житняк сибирский и полынь австрийская. В данном фитоценозе на долю кохии приходится две трети от общего покрытия травостоя. Наряду с гликофитно-пустынно-степными растениями в сообществе принимают участие, хотя и в небольшом количестве, и некоторые степные растения с неглубоко проникающей корневой системой, лежащей выше почвенного горизонта с вредным засолением (14—18 см). Засоленность этой прослойки вызывает угнетение и кохии. Фитоценоз, эдификаторную роль в котором играет кохия, имеет наименьшее общее проективное покрытие травостоя на II и III террасах. Высота кохии в оп. 8а значительно ниже таковой в оп. 66 на бугристых песках. Жизненность кохии понижена. Урожайность данного фитоценоза является самой низкой по сравнению с остальными сообществами на II и III террасах.

Далее к западу, на примитивных маломощных лугово-бурых, рыхлых, песчаных по всему профилю назасоленных почвах в полосе до 0.7 км шириной развиваются сообщества с эдификатором *Gypsophila paniculata* (Gypsophila paniculata+Agropyrum repens+Artemisia monogyna; Gypsophila paniculata+Kochia prostrata) и в полосе шириной до 100 м — разнотравно-полынно-эфемеровые (Bromus tectorum+Artemisia austriaca+ +Herbae stepposae). Валовая продуктивность этих сообществ достигает 4.9—6.2 ц/га. Эти сообщества с преобладанием в 1963 г. степных и пус-

ТАБЛИЦА 3

Геоботанические описания вдоль профиля на II и III террасах (22—26 VI 1963 г.)

Экологические группы и растения	Обнажение морского дна										
	с начала XX в.		с начала XIX в.					несколько тысячелетий тому назад			
	II терраса							III терраса			
	фитоценозы										
	солончаковополынный, оп. 17, р. 20		кохиево-житняковый, оп. 12а, р. 87		кохиевый, оп. 8а, р. 83		солончаковополынный, оп. 2, р. 82	равнотравно-житняковый, оп. 50, р. 81		песчанополынно-житняковый с джузгуном, оп. 66, р. 90	
	расстояние от берега моря до разрезов (в км)										
	9.4		10.15		10.95		11.9	12.25		17.7	
	общее проективное покрытие травостоя (в %)										
	35		20		15		20	22		20	
	средняя высота травостоя (в см)										
	30		40		40		25	50		60	
	биологическая продуктивность (в ц/га)										
	14.6		12.7		4.0		6.6	6.3		4.3	
	проективное покрытие (в %) и высота (в см) каждого вида										
	%	см	%	см	%	см	%	%	см	%	см
Галофитно-луговая											
Aeluropus litoralis	0.5	12—15	—	—	—	—	0.2	—	—	—	—
Гликофитно-луговая											
Agropyrum repens	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Лугово-галофитная											
Atriplex tatarica	—	—	+	18	—	—	—	—	—	—	—
A. verrucifera	0.5	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Halocnemum strobilaceum	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Limonium gmelinii	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Tamarix ramosissima	+	36	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Гликогалофитно-лугово-степная											
Artemisia monogyna	30	30 (26—40)	0.3	40 (20—55)	—	—	15	—	—	—	—
Гликофитно-лугово-степная											
Alhagi pseudoalhagi	—	—	—	—	—	—	—	0.3	35	—	—
Centaurea scabiosa	—	—	—	—	—	—	—	0.1	70	0.4	50
Cynanchum acutum	—	—	—	—	—	—	—	0.3	15	—	—
Medicago coerulea	—	—	—	—	+	14	—	—	—	0.1	15
Melilotus officinalis	—	—	—	—	0.1	7	—	—	—	+	15
Mulgedium tataricum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	40
Senecio vulgaris	—	—	—	—	+	14	—	—	—	—	—
Гликофитно-степная											
Artemisia austriaca	—	—	0.3	19	—	—	—	0.4	18	—	—
Achillea gerberi	—	—	—	—	—	—	—	0.3	5	—	—
Agropyrum sibiricum	—	—	13	45	—	—	+	14	50 (30—70)	6	60 (40—70)
Asparagus litoralis	—	—	—	—	+	17	—	—	—	—	—
Carduus uncinatus	—	—	1	70	0.4	40	—	0.1	60	0.1	60
Centaurea arenaria	—	—	—	—	0.3	40	—	0.2	40	0.5	42
Delphinium consolida	—	—	+	35	+	40	—	0.2	50	—	—
Falcaria vulgaris	—	—	—	—	+	5	—	—	—	0.3	12

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Экологические группы и растения	Обнажение морского дна										
	с начала XX в.		с начала XIX в.					несколько тысячелетий тому назад			
	II терраса							III терраса			
	фитоценозы										
	солончаковополынный, оп. 17, р. 20		кохиево-житняковый, оп. 12а, р. 87		кохиевый, оп. 8а, р. 83		солончаковополынный, оп. 2, р. 82	разнотравно-житняковый, оп. 50, р. 81		песчанополынно-житняковый с джузгуном, оп. 66, р. 90	
	расстояние от берега моря до разрезов (в км)										
	9.4		10.15		10.95		11.9	12.25		17.7	
	общее проективное покрытие травостоя (в %)										
	35		20		15		20	22		20	
	средняя высота травостоя (в см)										
	30		40		40		25	50		60	
	биологическая продуктивность (в ц/га)										
	14.6		12.7		4.0		6.6	6.3		4.3	
	проективное покрытие (в %) и высота (в см) каждого вида										
	%	см	%	см	%	см	%	%	см	%	см
Galium ruthenicum	—	—	—	—	0.5	10	—	0.4	20	0.1	20
Gypsophila paniculata	—	—	—	—	—	—	+	0.1	40	0.3	50
Helichrysum arenarium	—	—	—	—	—	—	—	0.3	25	—	—
Onopordum acanthium	—	—	—	—	—	—	—	0.1	70	—	—
Onosma tinctorum	—	—	—	—	0.2	25	—	+	10	—	—
Syrenia siliculosa	—	—	—	—	+	35	—	0.1	40	0.4	40
Trinia lessingii	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Гликофитно-пустынно-степная											
Artemisia arenaria	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	40—70
Artemisia sp.	—		—		1	50		0.2	30—50	1	35—60

A. scoparia	—	—	**0.1**	**25**	—	—	**—**	**0.1**	**40**	**1**	**23**
Alyssum desertorum	2	8—12	—	—	—	—	—	—	—	1	5
Bromus japonicus	—	—	+	16	—	—	—	0.5	30	0.3	17
B. tectorum	0.1	25	0.3	18	—	—	—	0.1	15	0.2	20
Ceratocarpus arenarius	—	—	—	—	0.2	14	—	0.2	10	—	—
Ceratocephalus orthoceras	—	—	0.1	5	—	—	—	—	—	0.1	3
Corispermum hyssopifolium	—	—	—	—	0.4	15	—	—	—	—	—
Descurainia sophia	0.2	45	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eragrostis minor	—	—	—	—	0.2	12	—	—	—	—	—
Erodium cicutarium	—	—	—	—	—	—	—	0.2	15—20	—	—
Eremopyrum triticeum	+	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Kochia prostrata	0.1	3—8	4	32	10	30	+	0.3	20	1	45
Lepidium perfoliatum	0.1	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa bulbosa	1	28	0.5	16	1	20—35	3	3	20—25	1	18
Salsola pestifer	—	—	0.1	12	0.4	15	—	0.1	14	—	—
Tragus racemosus	—	—	—	—	0.2	18	—	—	—	—	—
Veronica arvensis	—	—	—	—	+	5	—	—	—	—	—
Vulpia ciliata	0.1	17	0.2	1	—	—	—	—	—	—	—
Пустынная											
Calligonum aphyllum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	100—150

тынно-степных элементов также возникли на месте существовавшей здесь ранее луговой растительности, свидетельством чего являются остатки пырейных (*Agropyrum repens*) пятен. Вследствие сильного иссушения и рассоления почв из-за опускания грунтовых вод и промывания песчаных почв атмосферными осадками луговая растительность сменяется здесь степной, с участием в небольшом количестве полыни солончаковой. Эти сообщества образовались на суше, вышедшей из-под моря также в начале XIX в.

На самой западной окраине II террасы (на расстоянии 11.9 км от берега моря) находятся лугово-бурые слаборазвитые солончаковые песчаные с суглинистыми прослойками почвы под солончаковополынным сообществом (р. 82, Ю. М., оп. 2, В. В., табл. 3). Здесь хорошо прослеживается зависимость засоленности почвы от ее механического состава. От 0 до 27 см идут незасоленные горизонты с суммой ионов менее 0.05%; горизонты до 21 см не засолены и по Cl′, гор. 21—27 см по Cl′ является слабозасоленным (Cl′=0.017%); гор. 27—35 см — легкосуглинистый, сильнозасоленный (сумма ионов=1.42%), по Cl′ — среднезасоленный (Cl′=0.102%); гор. 35—57 см — супесчаный, сильнозасоленный (сумма ионов=1.04%), по Cl′ — среднезасоленный (Cl′=0.18%); гор. 57—72 см — супесчаный с включениями тяжелого суглинка, солончаковый (сумма ионов=4.54%), по Cl′ — сильнозасоленный (Cl′=0.26%); гор. 72—108 см — супесчаный среднезасоленный (сумма ионов 0.76%), по Cl′ — сильнозасоленный (Cl′=0.23%); гор. 108—120 см — тяжело супесчаный солончаковый (сумма ионов 6.84%), по Cl′ — очень сильно засоленный (Cl′=0.56%). Тип засоления в гор. 27—35 см сульфатный ($Cl : SO_4 < 0.2$), кальциевый, на долю гипса приходится 54.3% от суммы солей. В гор. 35—57 см — хлоридно-сульфатный, кальциево-натриевый; в гор. 57—72 см — сульфатный, натриевый, Na_2SO_4 составляет 76.9% от суммы солей; в гор. 72—108 см — сульфатно-хлоридный, магниево-натриевый ($Cl : SO_4 = 1—2$, $Ca : Mg < 1$); в гор. 108—120 см — сульфатный, кальциево-натриевый. Обессоленность верхних горизонтов (0—27 см) и относительное накопление в верхних засоленных горизонтах (27—72 см) сульфатов по сравнению с хлоридами подтверждает общий для II террасы процесс рассоления. Однако слоистое сложение почвы в р. 82, обусловленное его нахождением когда-то в прибойной полосе моря, способствует его большему засолению по сравнению с почвами II террасы. Значительное засоление почвогрунтов в р. 82 объясняется выклиниванием солоноватых грунтовых вод с вышележащей равнины. Наличие слоев тяжелого механического состава обусловливает поднятие этих вод близко к поверхности в р. 82. Капиллярная кайма 22 VI залегала в 40 см от поверхности почвы. Обессоленность верхних горизонтов и засоленность нижележащих обусловили здесь сочетание в сообществе различных экологических групп растений. При преобладании в сообществе типичного гликогалофитно-лугово-степного вида (*Artemisia monogyna*) здесь уживаются крайние экологические группы растений, с одной стороны, группа галофитов — *Halocnemum strobilaceum*, *Limonium gmelinii*, *Aeluropus litoralis*, с другой — группа гликофитов — *Agropyrum sibiricum*, *Gypsophila paniculata*, *Kochia prostrata*, *Poa bulbosa*. Изучение распространения корневых систем объясняет совместное произрастание житняка сибирского и сарсазана: у сарсазана корни уходят вглубь, развиваясь в засоленных горизонтах, а у житняка основная масса корней сосредоточена в самом верхнем, обессоленном слое. Развитие всех растений происходит здесь нормально. Житняк сибирский (в оп. 2) даже во время летнего выгорания злаков (в том числе и житняка) на окружающих супесчаных зональных почвах не был угнетен, имел ярко-зеленый цвет. Колосья у житняка в оп. 2 были мощные, хотя и несколько менее развитые, чем в оп. 12а. Объяснение того, что житняк в оп. 2 растет на более засоленных почвах, чем в оп. 8а (р. 83), заключается в том, что в р. 83 верхний засоленный горизонт, хотя он и слабее засолен, начинается с 14 см; в р. 82 он начинается с 27 см, т. е. глубже залегания основной массы корней житняка. Обессоленность этого горизонта сохраняется в течение всего вегетационного периода, о чем свидетельствует химический состав образцов из одного и того же разреза, взятых 22 VI и 28 VIII.

IV. Почвы и растительность III террасы

III терраса представляет собою заросший бугристый песчаный массив, омывавшийся в начале XIX в. морем и освободившийся из-под воды после последней Каспийской трансгрессии. Свидетельством былого морского происхождения III террасы являются прослойки погребенных морских отложений на глубине 72—98 см в межбугристых понижениях, в которых уровень грунтовых вод находится в настоящее время на глубине 3.7 м. Почвы межбугристых понижений (с отметкой—22.77 м) бурые супесчаные солончаковатые карбонатные (р. 81, Ю. М., оп. 50, Ю. М.). По механическому составу горизонт 0—61 см супесчаный, 61—98 см — среднесуглинистый, 98—111 см — супесчаный. Верхние горизонты до 72 см обессолены; гор. 72—98 см — среднезасоленный, по Cl′ засоление слабое (0.022%); гор. 98—111 см — сильнозасоленный (сумма ионов=1.21%), по Cl′ засоление слабое (0.037%). Тип засоления по всему профилю сульфатный, кальциево-натриевый. Основную роль среди солей играет сульфат натрия, составляющий 65.7% от суммы солей. Благодаря обессоленности верхних горизонтов до 72 см в данных почвенно-гидрогеологических условиях развивается степная растительность с *Agropyrum sibiricum* в качестве эдификатора разнотравно-житнякового (Agropyrum sibiricum+Herbae stepposae) сообщества (оп. 50, табл. 3). На долю степного и пустынно-степного разнотравья приходится одна треть, на долю житняка две трети от общего покрытия травостоя. Лугово-степная растительность представлена всего несколькими видами с общим покрытием до 1%. Их участие в степном сообществе объясняется благоприятным водным режимом песчаных почвогрунтов. Здесь нет не только галофитных, но и гликогалофитных растений.

На буграх со слабосвязанными незасоленными песчаными бурыми почвами при уровне грунтовых вод 5—7 м развиваются сообщества песчанополынно-житняковые с джузгуном ([Calligonum aphyllum—] Agropyrum sibiricum+Artemisia arenaria, оп. 66, Ю. М., табл. 3), кохиево-житняковые (Agropyrum sibiricum+Kochia prostrata) и др. Валовая продуктивность колеблется от 6.3 ц/га в понижениях до 4.2 ц/га на буграх.

Содержание в почвах гумуса, фосфора и калия. По всему топо-экологическому ряду почвы содержат незначительное количество гумуса, с максимумом в верхних горизонтах от 0.53 до 1.38% и резким уменьшением его с глубины 7—10 см. Наблюдается постепенное уменьшение гумуса по мере увеличения возраста суши. Так, у берега моря и на I террасе в верхних горизонтах почв содержится 1.2—1.38% гумуса. На II террасе его количество уменьшается до 0.72%, а на III — до 0.53. Такая динамика накопления гумуса обусловливается изменением водно-воздушного режима почв и изреживанием растительности. Улучшение аэрации на II и особенно на III террасах при высокой температуре почвы и воздуха способствует быстрой и почти полной минерализации органического вещества.

Количество доступного для растений калия тесно связано с механическим составом почв: в толще почвы 0—0.5 м для всех супесчаных горизонтов характерна средняя обеспеченность K_2O (10—20 мг/100 г почвы), для песчаных — необеспеченность (6—9 мг), для суглинистых — высокая обеспеченность (24—29 мг/100 г почвы). Все рассматриваемые почвы отличаются очень низкой обеспеченностью доступным для растений фосфором. Верхние горизонты во всех разрезах до уровня 17 см не обеспечены P_2O_5 (8 мг/100 г почвы). Глубже следуют горизонты со средней обеспеченностью P_2O_5 (8—20 мг/100 г почвы).

Изучение смен сообществ говорит о сопряженности изменений эколого-фитоценотических групп растений с изменениями экологических условий местообитаний. При изменении экологических условий от гидрогалогенных к ксерогенным происходит изменение не только флористического состава и экологических групп растений, но и структуры сообществ, в частности изменяется обилие эдификаторов сообществ. На рис. 3 приводятся результаты изучения распределения *Phragmites communis*, *Puccinellia gigantea*, *Artemisia monogyna* и *Agropyrum sibiricum* в фитоценозах, экологические условия которых описаны выше.

Распределение растений по площади в разных местообитаниях определялось путем измерения расстояний между побегами (у тростника) или центрами кустов (у полыни солончаковой), или центрами дерновин (у бескильницы гигантской и житняка сибирского); количество измерений от 100 до 200 у растений одного вида в каждом сообществе, всего было сделано 1401 измерение. Изучение характера распределения растений по площади при исследовании сукцессий имеет большое значение, так как распределение многолетних видов в течение некоторого времени (при сохраняющихся экологических условиях) остается более или менее постоянным. При незначительных изменениях экологических условий густота растений изменяется мало, при сильных же происходит изреживание травостоя и внедрение растений, более приспособленных к изменившимся условиям. Анализ особенностей распределения отдельных видов в сообществах, развивающихся в разных экологических условиях, показывает следующее. Как видно на рис. 3, *а*, в оп. 48 (при близком уровне грунтовых вод, слабом засолении и благоприятном соотношении солей) основная часть побегов тростника располагается друг от друга на расстоянии 6—10 и 11—15 см (40.9 и 30%). Наибольшее расстояние не превышает 35 см. В оп. 43б при большем углублении грунтовых вод и большем засолении побеги тростника более разрежены, основная масса их располагается на расстоянии 6—20 см друг от друга, а наибольшее расстояние достигает 50 см. В оп. 43а при незначительном по сравнению с оп. 43б понижении грунтовых вод степень засоления сильно увеличивается, тип засоления

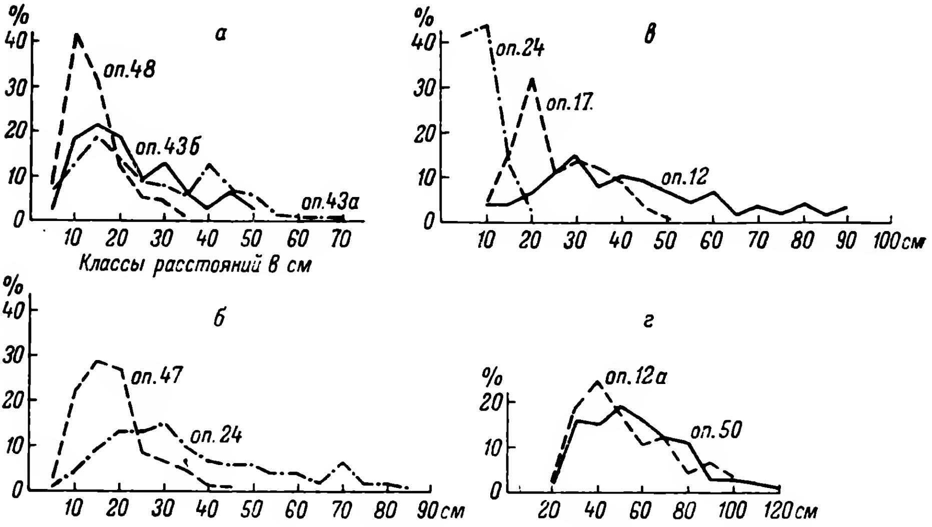


Рис. 3. Распределение *Phragmites communis* (*а*), *Puccinellia gigantea* (*б*), *Artemisia monogyna* (*в*), *Agropyrum sibiricum* (*г*) по площади в различных экологических условиях (описания последних приводятся в тексте).

По оси абсцисс — классы расстояний (в см) между побегами тростника или центрами кустов или дерновин других видов; *по оси ординат* — число измерений в каждом классе расстояний в процентах от общего числа измерений.

меняется на вредный хлоридный. Расстояние между побегами увеличивается до 70 см, со значительной долей больших расстояний.

Максимальное расстояние, наблюдаемое между экземплярами бескильницы (рис. 3, *б*), с ухудшением экологических условий увеличивается с 45 до 85 см. В наиболее неблагоприятных для бескильницы условиях (оп. 24), где уровень грунтовых вод ниже 2—2.5 м при залегании капиллярной каймы в 60 см от поверхности, основная масса дерновин располагается на расстоянии 20—35 см, но значительная часть особей располагается на расстоянии от 36 до 85 см. В благоприятных же условиях (оп. 47) основная масса особей располагается друг от друга на расстоянии 10—20 см (77.1%). Основная масса особей полыни солончаковой (рис. 3, *в*) в наиболее благоприятных для нее условиях по водообеспечению (оп. 24) располагается близко друг от друга, на расстоянии 0—5 и 6—10 см (41.4 и 43.4%). При ухудшении условий водного снабжения (оп. 17) расстояние между особями возрастает, максимум приходится на 16—20 см (32%), гораздо реже наблюдаются большие расстояния, от 20 до 50 см. При значительно меньшем засолении, но при еще большем иссушении почвы (оп. 12а) расстояние между особями полыни солончаковой резко возрастает, достигая 90 см. Наиболее разреженный травостой образует обычно житняк сибирский (рис. 3, *г*), у которого расстояние между особями достигает у основной массы растений на более влажных почвогрунтах (оп. 12а) 21—50 см (60%), на сухих почвогрунтах (оп. 50) — 21—80 см (89%). Изучение распределения растений одного вида по площади показывает, что в сходных по флористическому составу фитоценозах, но в разных экологических условиях растения одного вида принимают неодинаковое участие в строении фитоценозов. Изменение экологических условий местообитаний вызывает изменения проективного покрытия, высоты, жизненности, ритма развития, урожайности и характера распределения растений одних и тех же эдификаторов и соэдификаторов в сходных по флористическому составу сообществах. Поэтому сообщества близкого состава, но с различной структурой, в различных по условиям местообитаниях выделяются нами в самостоятельные ассоциации, а если условия местообитания одинаковы, то сообщества со сходным флористическим составом и структурой объединяются в один тип.

Заключение

Исследование смен почвенно-растительного покрова в приморской полосе указывает на динамичность и интенсивность идущих на I и II террасах гологенетических сукцессий под влиянием быстро и сильно изменяющихся экологических условий в связи с падением уровня Каспийского моря (изменение глубины грунтовых вод, водно-воздушного и теплового режима и солевого состава почвогрунтов, накопления гумуса и питательных веществ). В соответствии с изменениями гидрогеологических и почвенных условий (от гидрогенных к галогенным и далее к ксерогенным) происходят смены растительного покрова от водной и лугово-болотной до пустынно-степной и степной растительности. Появление, существование и смены во времени водной, лугово-болотной и луговой растительности в узкой прибрежной полосе (I терраса) тесно связано с режимом Каспия. При отсутствии непосредственного влияния моря (II терраса) происходит постепенное остепнение почвенно-растительного покрова. На скорость и интенсивность процесса остепнения прямое влияние оказывают водно-солевой режим почвогрунтов и их механический состав. С понижением уровня грунтовых вод процессы рассоления почвогрунтов и остепнения растительности ускоряются. В засушливой полупустынной зоне естественное рассоление происходит очень медленно, проявляясь в основном лишь в верхнем слое почвогрунтов. Засоление почв с некоторой глубины, особенно в горизонтах суглинистого механического состава, будет продолжаться в течение длительного времени, подтверждением чего является солевой состав почв II и III террас. На древней III террасе находятся устойчивые зональные пустынно-степные и степные фитоценозы. Растительность здесь не испытывает воздействия грунтовых вод и солей вследствие их глубокого залегания. Поэтому при относительном постоянстве экологических условий дальнейшее развитие растительности происходит здесь лишь под влиянием жизнедеятельности самих фитоценозов.

Сравнение смен почвенно-растительного покрова в районе наших исследований с другими районами побережья Каспия показывает, что в зоне непосредственного влияния моря они имеют между собой некоторое сходство. Так, основная линия изменений почвенно-растительного покрова в небольшом заливе им. Кирова (Бейдеман, 1951) проходит от плавней через солончаковую фазу почв с галофитами к опресненным с поверхности почвам с гликофитной эфемеровой растительностью. Выделяющиеся 2 направления, луговое и пустынное, в развитии почвенно-растительного покрова в приморской полосе Северо-Западного Прикаспия отмечались также и в других районах Прикаспия И. Н. Бейдеман (1951) и В. Г. Катышевцевой (1960). Но Катышевцева (1960), изучавшая смены растительного покрова на северном побережье Каспия, считает, что исходной группировкой как лугового, так и пустынного типа растительности являются открытые заросли солероса при отсутствии или незначительном воздействии опресняющих речных вод.

На основании исследований смен растительного покрова приморской полосы мы пришли к выводу, что при увеличении площади суши за счет обнажения дна моря [1] повышение запасов растительной массы не увеличивается соответственно приросту новой территории. Это объясняется тем, что с ухудшением при отходе моря экологических условий приморской полосы площади луговых угодий сокращаются, а остающиеся луга изреживаются, снижая продуктивность. На значительной площади бывших луговых угодий, являвшихся ценными сенокосами, снабжавшими сеном многие республики и области, образуются низкопродуктивные угодья с эфемерами, с плохо и частично непоедаемым псаммофильным разнотравьем и солянками вплоть до формирования голых солончаков. Согласно прогнозу изменений растительного покрова Северо-Западного Прикаспия, при опускании уровня Каспия на 3 м в приморской полосе произойдет увеличение новой суши на 67%, увеличение же поедаемой растительной массы — только на 27%. При подъеме же уровня Каспия на 2 м в результате переброски воды из северных и других районов страны запасы поедаемой растительной массы возрастут на 50%, при уменьшении роли пустынных угодий за счет увеличения продуктивности луговых.

Таким образом, изучение смен растительных сообществ говорит о том, что дальнейшее отступание моря является невыгодным и убыточным для сельского хозяйства. Дальнейшее падение уровня Каспия будет иметь отрицательные последствия также и для многих других отраслей народного хозяйства, таких, как рыболовство, морское и речное судоходство, добыча нефти и галургического сырья и т. д. Все это приводит к выводу о необходимости скорейшего принятия практических мер по урегулированию и стабилизации уровня Каспийского моря.

ЛИТЕРАТУРА

Аполлов Б. А. (1956). Каспийское море и его бассейн. — Аполлов Б. А. (1959). Каспийская проблема и пути ее разрешения. Тр. океанографич. комисс., V. — Бейдеман И. Н. (1951). Смена растительного покрова по берегам и дну залива им. Кирова в связи с отступанием Каспийского моря. Бот. журн., 1. — Беляев И. П. (1963). Гидрология дельты Терека. — Берг Л. С. (1934). Уровень Каспийского моря за историческое время. Проблемы физич. географии, 1 — Блинов Л. К. (1959). Солевой баланс Каспийского моря и его изменения в связи с падением уровня. Тр. океанографич. комисс., V. — Быков Б. А. (1954). К вопросу о происхождении комплексности растительности Прикаспия. В кн.: Вопросы

---

[1] Площадь моря с 1929 по 1958 г. уменьшилась на 27 тыс. км² (Аполлов, 1959).

улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. — Винецкая Н. И. (1959). Изменение уровня Каспийского моря и режим солености его северной части за последнее двадцатилетие. Тр. океанографич. комисс., V. — Зайков Б. Д. (1946). Водный баланс Каспийского моря в связи с причинами понижения его уровня. — Иванов В. В. (1963). Ботанико-географические исследования в северной части Мертвого култука. Матер. Всесоюзн. совещ. по проблеме Каспийского моря. Баку. — Катышевцева В. Г. (1960). Смены растительного покрова на северном побережье Каспийского моря. Тр. Инст. Ботан. АН КазССР, 1, 8. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. Сельхозгиз. Шифферс Е. В. (1964). Многолетние повторные геоботанические исследования и постоянные профили (топо-экологические ряды). Изв. АН СССР, сер. географ., 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE SUCCESSIONS OF THE SOIL-VEGETATIONAL COVER THE MARITIME ZONE OF THE NORTH-WESTERN IN CIS-CASPIAN AREA

By U. M. Miroshnichenko and N. V. Miroshnichenko

SUMMARY

The article comprises the results of the investigations undertaken with the objective to trace the sequence of successions of soils and vegetation from the first appearance of separate plants on the denuding part of the bottom of the Caspian Sea, hitherto uninhabited by higher plants, through the formation of soils and primary plant communities and up to the development of a zonal soil-vegetational cover. The studies were carried out in the maritime zone of the North-Western Cis-Caspian Area between the rivers Volga and Sulak (Daghestan A.S.S.R.). The objects of these studies were the vegetation, the soils (the qualitative and quantitative composition of the salts contained therein, the mechanical composition of soils, content of humus, of P_2O_5, K_2O, their pH and other characteristics), the hydrogeology and the topography (on the basis of 8 topo-ecological profiles extending from the littoral zone of the sea to the zone of zonal soils and vegetation).

The results obtained suggest a dynamic character of the hologenetic successions taking place on the 1st terrace, which is the sequel of the regime of the Caspian. The succession here proceeds as follows: *Phragmites communis* → *Puccinellia gigantea* → Ephemeretum. In the zone not influenced directly by the sea (2nd terrace) the soil-vegetational cover gradually acquires the steppe character. The ancient 3rd terrace is covered by the zonal soil-vegetational cover.

Since 1929 the Sea receded to the distance of 3—20 km from the former coast-line; the area of the denuded sea-bottom now attains 27.000 km². The recession of the sea and the lowering of its level results in the deterioration of the site conditions, meadows being superseded by ephemerous and annuals-*Salsola* associations low in their productivity and even by bare saline lands. Therefore it is disadvantageous for the National Economy of our country.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58—54-43 : 581.55

Б. Н. Горбачев

МЕТОД РАСТЕНИЙ-ИНДИКАТОРОВ ПРИ СОСТАВЛЕНИИ КАРТ ВОССТАНОВЛЕННОГО РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Составление карт восстановленного растительного покрова освоенных земледельческих областей представляет большие трудности. С этими трудностями мы встретились при картировании растительности и естественных кормовых угодий Ростовской области, проводившемся коллективом геоботаников Отдела землеустройства Ростовского областного управления сельского хозяйства и Ростовской землеустроительной экспедиции в 1954—1964 гг.

В результате указанной работы были составлены карты естественных кормовых угодий для каждого хозяйства и обзорная карта растительности всей области. При картировании естественных кормовых угодий надо было отразить не только их современное состояние, но и потенциальные возможности, определяемые природными условиями, а на обзорной карте должны были найти отражение как современная растительность, так и восстановленный растительный покров области. Для этого необходимо было установить, является ли каждая из существующих в настоящее время растительных группировок коренным ценозом или производной группировкой антропогенного происхождения. В последнем случае требовалось определить, на месте какого коренного ценоза развилась данная группировка и какие хозяйственные воздействия обусловили ее формирование.

В большинстве случаев мы имели дело именно с такими антропогенными группировками, так как бо́льшая часть территории области распахана, а растительность нераспаханных участков представлена преимущественно сбоями разной степени и залежами разных возрастов. Для того чтобы установить связь этих группировок с уцелевшими на небольших площадях коренными ценозами, нами был разработан и применен метод растений-индикаторов.

Он заключается в том, что для диганостических целей используются отдельные виды, свойственные как данному коренному ценозу, так и всему ряду антропогенных группировок, развившихся на месте этого ценоза. Такими видами-индикаторами являются растения, тесно связанные с условиями местообитания, но устойчивые к различным видам хозяйственного воздействия. Кроме того, в качестве индикаторов использовались также некоторые виды полевых сорняков и типичные растения залежей, строго приуроченные к определенным условиям местообитания.

Виды-индикаторы выявлялись как на основании литературных данных, так и по нашим собственным наблюдениям в поле (Горбачев, 1959, 1960; Горожанкина, 1961; Горбачев и Горожанкина, 1962). Для проверки надежности индикаторов были проведены специальные исследования (Горожанкина, 1963, 1964).

По наличию того или иного набора растений-индикаторов, по количественному соотношению между ними и по распределению их по элементам микро- и нанорельефа оказалось возможным определять (с той или иной степенью достоверности) характер первичной растительности данного участка при любом его хозяйственном состоянии — на сбоях, залежах и даже на пашне.

Растительный покров Ростовской области довольно разнообразен, а потому необходимо было использовать большое количество растений-индикаторов. В настоящем сообщении мы остановимся только на тех из них, которые применялись при картировании степной растительности водоразделов и склонов.

Здесь индикаторы подбирались из многолетнего разнотравья, полукустарников и низкорослых степных кустарников. Многие из них очень устойчивы к хозяйственным воздействиям — хорошо выдерживают сбой, а некоторые не погибают даже при распашке.

По данным «Геоботанической карты СССР» (1954), на территории Ростовской области выделяются 3 подзоны степи: 1) разнотравно-дерновиннозлаковая степь; 2) дерновиннозлаковая степь; 3) полынно-дерновиннозлаковая пустынная степь. Первая из них приурочена к черноземным почвам, а две последние — к каштановым, почти всегда в комплексе с солонцами.

В соответствии с этим подобранные нами растения-индикаторы были разбиты на следующие 5 экологических групп.

1. **Лугово-степные виды,** встречающиеся в наиболее мезофильных ассоциациях разнотравно-дерновиннозлаковой степи, а также в составе лугово-степной растительности микропонижений. Сюда относятся: клеверы альпийский и горный *Trifolium alpestre* L. и *T. montanum* L., девясил шерстистый *Inula hirta* L., румянка красная *Echium rubrum* Jacq., полынь понтийская *Artemisia pontica* L., вика тонколистная *Vicia tenuifolia* Roth.

2. **Сравнительно мезофильные степные виды,** широко распространенные в разнотравно-дерновиннозлаковой степи, но отсутствующие (в плакорных условиях) в более засушливых подзонах степи. К ним принадлежат: бобовник *Amygdalus nana* L., девясил германский *Inula germanica* L., кермек широколистый *Limonium latifolium* Ktze., василек скабиозовый *Centaurea scabiosa* L., чистец прямой *Stachys recta* L., подорожник *Plantago stepposa* Kupr.

3. **Менее требовательные к влаге (умеренно ксерофильные) степные виды,** распространенные в разнотравно-дерновиннозлаковой степи, но встречающиеся также в менее ксерофильных ассоциациях степи дерновиннозлаковой. К ним относятся: люцерна желтая *Medicago romanica* Prod., шалфей степной *Salvia tesquicola* Klock. et Pobed., тысячелистники *Achillea nobilis* L. и *A. setacea* W. K., синеголовник полевой *Eryngium campestre* L., полынок *Artemisia austriaca* Jacq.

4. **Ксерофильные пустынно-степные виды,** распространенные в дерновиннозлаковой и полынно-дерновиннозлаковой степи на каштановых почвах и господствующие в группировках пустынного типа на солонцах. В подзоне разнотравно-дерновиннозлаковой степи они встречаются на солонцеватых разновидностях черноземов и на различных неразвитых почвах. В состав этой группы входят: полынь белая *Artemisia lercheana* Weber, тысячелистник тонколистный *Achillea leptophylla* M. B., прутняк *Kochia prostrata* Schrad., кермек сарептский *Limonium sareptanum* Gams, ромашник *Pyrethrum achilleifolium* M. B. и грудница *Linosyris villosa* DC.

5. **Наиболее ксерофильные пустынные виды,** встречающиеся в нашей области только на солонцах, преимущественно корковых: полынь черная *Artemisia pauciflora* Web. и камфоросма *Camphorosma monspeliacum* L.

На пашне и залежах использовались в качестве индикаторов также сорно-полевые и залежно-бурьянистые растения, которые были разбиты на 2 группы:

а) более мезофильные, имеющие широкое распространение в разнотравно-дерновиннозлаковой степи, но в более засушливых подзонах встречающиеся только в микропонижениях — полевые сорняки осот розовый *Cirsium setosum* M. B., вязель *Coronilla varia* L., чина клубненосная *Lathyrus tuberosus* L. и растение, обычное для залежей — полынь горькая *Artemisia absinthium* L.;

б) менее требовательные к влаге, распространенные как в разнотравно-дерновиннозлаковой, так и в менее ксерофильных вариантах дерновиннозлаковой степи: молочай лозный *Euphorbia virgata* W. et K., льнянка *Linaria biebersteinii* Bess. и отчасти вьюнок *Convolvulus arvensis* L.

Видов-индикаторов, характерных для наиболее ксерофильных вариантов степи, среди сорняков не оказалось.

Использование всех этих видов-индикаторов дало возможность не только различать при любом хозяйственном состоянии 3 указанные выше подзоны степи, но и дать более дробное деление растительного покрова водоразделов и склонов. 3 подзоны степи были подразделены нами на 6 более мелких классификационных единиц, которые были названы, в соответствии с хозяйственной целью наших исследований, «типами степи», или «природными типами степных угодий».

Разнотравно-дерновиннозлаковая степь была подразделена на 3 типа: богатую, обедненную и сильно обедненную степь, а дерновиннозлаковая — на 2 типа: умеренно сухую и сухую степь. Полынно-дерновиннозлаковая степь не подразделялась, а составила один тип нашей классификации — пустынную степь.

В первичном, неизменном состоянии (несбитая целина) эти 6 типов степной растительности характеризуются следующим образом.

I тип — богатая разнотравно-дерновиннозлаковая степь на обыкновенных и хорошо развитых западнопредкавказских и североприазовских черноземах. Злаковая основа травостоя — типчаково-ковыльная с участием ковылка *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. и крупнодерновинных ковылей: *S. ucrainica* P. Smirn., *S. pulcherrima* C. Koch и *S. stenophylla* Czern. Имеются растения-индикаторы первых трех групп: лугово-степной, мезофильно-степной и умеренно ксерофильной степной. Виды последних двух групп встречаются повсеместно и в большом количестве, лугово-степные же виды распространены неравномерно: одни ассоциации богаче, другие беднее ими.

II тип — обедненная разнотравно-дерновиннозлаковая степь на южных черноземах и менее мощных разновидностях западнопредкавказских и североприазовских черноземов. Злаковая основа травостоя состоит из тех же видов, что и в предыдущем типе, но и в иных количественных соотношениях. Преобладает ковылок, крупнодерновинные ковыли играют меньшую роль и представлены главным образом ковылем украинским. Виды-индикаторы относятся к двум группам: мезофильно-степной и умеренно ксерофильной степной, причем мезофильно-степные распространены неравномерно, — имеются ассоциации более богатые и более бедные ими.

III тип — сильно обедненная разнотравно-дерновиннозлаковая степь на маломощных, иногда солонцеватых почвах черноземного типа и на почвах, переходных к темнокаштановым. Основа травостоя — типчаково-ковылковая без крупнодерновинных ковылей, а виды-индикаторы представлены обычно только одной группой — умеренно ксерофильной степной. Реже к ним примешиваются, с одной стороны, мезофильно-степные, а с другой стороны — ксерофильные пустынно-степные виды.

IV тип — умеренно-сухая дерновиннозлаковая степь на темнокаштановых почвах с солонцами. Злаковая основа травостоя также типчаково-ковылковая, но виды-индикаторы относятся преимущественно к ксерофильной пустынно-степной группе. Наряду с ними продолжают встречаться в некотором количестве умеренно ксерофильные степные виды, но мезофильно-степные отсутствуют.

V тип — сухая дерновиннозлаковая степь на каштановых почвах с солонцами. Типчаково-ковылковая со значительным участием индикаторов пустынно-степной группы, но без умеренно ксерофильных степных видов. Из последних иногда попадается только полынок.

VI тип — пустынная полынно-дерновиннозлаковая степь на светлокаштановых и сильно солонцеватых каштановых почвах с большим количеством солонцов. Злаковую основу травостоя составляют типчак, ковылок и житняк *Agropyron desertorum* Schult. в разных количественных соотношениях, но злаки не являются полностью господствующими. Кондоминантами их становятся белая полынь и другие представители ксерофильных полукустарников и разнотравья пустынно-степной группы. Индикаторы умеренно ксерофильной степной группы полностью отсутствуют.

Растительный покров умеренно сухой, сухой и пустынной степи всегда комплексный. На степном фоне выделяются пятна более ксерофильной растительности солонцов и более мезофильной растительности понижений. Эти компоненты комплекса в различных типах степи неодинаковы, причем особенно важное диагностическое значение имеет растительность солонцов.

В умеренно сухой степи она занимает от 5 до 30% площади комплекса, причем преобладают глубокие солонцы, занятые группировками с участием как ксерофильных пустынно-степных полукустарников и разнотравья, так и дерновинных степных злаков. В сухой степи солонцов больше, от 20 до 40% площади комплекса, и растительность их носит более ксерофильный характер. Она представлена белополынными, ромашниковыми, прутняковыми и другими группировками ксерофильных полукустарников и разнотравья без участия степных злаков. В пустынной степи на долю растительности солонцов приходится от 30 до 50% площади комплекса, причем всегда имеются чернополынные и камфоросмовые группировки на корковых солонцах.

Растительность микропонижений имеет меньшее диагностическое значение, так как она сильно варьирует в зависимости от глубины понижений.

Под влиянием хозяйственных воздействий описанные ценозы замещаются вторичными растительными группировками, причем каждому из выделенных нами типов степи свойствен свой строго определенный ряд таких группировок. Придерживаясь номенклатуры, предложенной И. А. Цаценкиным (1954), мы называем их «хозяйственными модификациями» данного типа степи. Таких модификаций различается 8.

Первую модификацию составляют описанные выше коренные ценозы — несбитая целина.

Вторая модификация — умеренно сбитые целины, на которых исчезли ковыли, но усилился типчак, ставший господствующим растением.

Весь набор видов-индикаторов, свойственный несбитой целине, полностью сохраняется, а потому тип степи в этой стадии сбоя определяется легко и надежно.

Третья модификация — сильно сбитые целины и залежи. Многолетние злаки (целинные или залежные) здесь подавлены или совсем исчезли, уступив место представителям менее поедаемого разнотравья и полукустарничков, среди которых важную роль играют некоторые из перечисленных выше растений-индикаторов. Так, во всех трех типах разнотравно-дерновиннозлаковой степи господствующим растением при сильном сбое становится полынок, в сухой и пустынной степи — белая полынь, а в умеренно сухой — оба эти вида в различных количественных соотношениях.

Кроме полынка и белой полыни, под влиянием сбоя усиливаются и некоторые другие виды-индикаторы, а именно — понтийская полынь, относящаяся к лугово-степной группе, и ромашник, индикатор пустынно-степной группы. Из остальных растений-индикаторов некоторые идут на убыль, но ни один не исчезает полностью, а потому и на этой стадии сбоя определение типа степи не представляет трудности. В богатой разнотравно-дерновиннозлаковой степи среди полынкового травостоя имеется примесь понтийской полыни и других индикаторов лугово-степной и мезофильно-степной группы, в обедненной степи к полынку примешиваются мезофильно-степные, но отсутствуют лугово-степные виды и т. д.

В умеренно сухой, сухой и пустынной степи важное диагностическое значение имеет также растительность солонцов, которая изменяется под влиянием сбоя иначе, чем основной степной фон. Изреженные травостои с участием степных дерновинных злаков, развивающиеся на глубоких солонцах, страдают от сбоя сильнее, чем основной степной фон, и сразу переходят в последнюю, эфемеровую стадию сбоя. Группировки же ксерофильных полукустарников и разнотравья на средних и корковых солонцах (белополынные, чернополынные, камфоросмовые и другие), наоборот, очень устойчивы по отношению к скотобою. Травостой их почти не изменяется в то время, когда степной фон находится в состоянии сильного сбоя.

При этом в умеренно сухой степи при сильном сбое пятна солонцов резко выделяются на полынково-белополынном фоне своим эфемеровым травостоем, низкорослым и рано выгорающим. В сухой же степи — наоборот: при сильной степени сбоя комплексный характер травостоя становится мало заметным, так как белополынные группировки на солонцах сливаются со степным фоном, который на этой стадии сбоя также становится белополынным. В пустынной степи однородный белополынный травостой образуется на степном фоне и на всех солонцах, кроме корковых. Чернополынные же или камфоросмовые группировки на этих последних резко выделяются на общем белополынном фоне.

Четвертая модификация — целины и залежи очень сильно сбитые, на которых многолетнее разнотравье и полукустарники уступают место эфемероиду — мятлику луковичному *Poa bulbosa* L. и эфемерам-однолетникам. При этом исчезает бóльшая часть растений-индикаторов. Сохраняются в небольшом количестве только наиболее устойчивые к сбою растения: полынок, полынь белая и черная, ромашник, а также некоторые совершенно непоедаемые виды, как молочай и синеголовник.

Определение первичной растительности в этой стадии сбоя становится затруднительным, особенно для более мезофильных типов степи. Отличить разнотравно-дерновиннозлаковую степь от более ксерофильных типов степи нетрудно: диагностическим признаком здесь является примесь полынка к мятлику луковичному и эфемерам при полном отсутствии белой полыни. Но различить степь богатую, обедненную и сильно обедненную не удается, так как ни один из видов-индикаторов лугово-степной и мезофильно-степной группы не выдерживает очень сильного сбоя.

Более ксерофильные типы степи распознаются легче. В умеренно сухой степи имеется примесь как полынка, так и белой полыни, в сухой — только белой полыни, а в пустынной степи попадаются и отдельные экземпляры черной полыни или камфоросмы на корковых солонцах. Имеет диагностическое значение и эфемеровая растительность, развивающаяся на солонцах при очень сильном сбое. На глубоких солонцах разрастаются те же самые виды, что и на степном фоне, так что в умеренно сухой степи солонцы становятся неотличимыми от фона. На средних солонцах среди эфемеров важную роль играет клоповник *Lepidium ruderale* L., а на корковых формируются своеобразные группировки из однолетних солянок, главным образом из *Petrosimonia triandra* Simonk.

Пятая модификация — молодые бурьянистые залежи. В травостое их во всех типах степи преобладают бурьяны-двулетники с широкой экологической амплитудой: полынь *Artemisia scoparia* W. et K., василек *Centaurea diffusa* Lam., чертополох *Carduus acanthoides* L. и др.

Различать исходные типы степи в этой хозяйственной модификации нетрудно. Большое диагностическое значение имеет здесь горькая полынь, обильно развивающаяся на молодых залежах в богатой и обедненной разнотравно-дерновиннозлаковой степи, частично заходящая в сильно обедненную степь и отсутствующая в более ксерофильных типах степи. Всегда имеются также растения-индикаторы из числа полевых сорняков и встречаются некоторые из целинных индикаторов, не погибающие при распашке. К таким индикаторам относятся растения мезофильно-степной группы — бобовник и кермек широколистный, умеренно ксерофильные степные виды — шалфей и тысячелистники, а из видов пустынно-степной группы — кермек сарептский.

Хорошо различимы на молодых залежах солонцы. На них развиваются не бурьяны-двулетники, а низкорослые однолетние растения: спорыш *Polygonum patulum* M. B., клоповник и др.

Шестая модификация — средневозрастные и старые залежи. На первых преобладают корневищные злаки, а на вторых они постепенно уступают место дерновинным злакам, главным образом типчаку. Первичная растительность определяется на старых и средневозрастных залежах очень легко и надежно. Разные типы степи сильно отличаются друг от друга прежде всего по составу самих залежных злаков.

Во всех трех типах разнотравно-дерновиннозлаковой и умеренно сухой дерновиннозлаковой степи преобладает пырей *Elytrigia repens* (L.) Nevski, но к нему примешиваются и другие виды. В богатой степи наряду с пыреем важную роль играют костер безостый *Zerna inermis* Lindm. и особенно мятлик *Poa angustifolia* L. На более старых залежах мятлик становится даже господствующим растением, образуя пырейно-мятликовые и типчаково-пырейно-мятликовые травостои. В обедненной степи костер и мятлик так же имеются, но уже в меньшем количестве, а в сильно обедненной степи встречается только костер. В умеренно сухой степи мятлик и костер на микроплакоре отсутствуют — злаковую основу травостоя средневозрастной залежи составляет один пырей. В сухой степи к пырею добавляется острец *Aneurolepidium ramosum* Nevski, а в пустынной степи он становится господствующим.

В то же время средневозрастные и старые залежи очень богаты растениями-индикаторами. Все индикаторы, свойственные целинной степи, имеются и на средневозрастных залежах, причем некоторые из них играют даже более важную роль, чем на целине. К числу видов, усиливающихся на залежах, относятся почти все индикаторы лугово-степной группы: клевера, румянка красная, полынь понтийская. Из мезофильно-степных — бобовник, а из умеренно ксерофильных степных — шалфей и тысячелистники. Кроме того, на средневозрастных и даже на старых залежах сохраняются в некотором количестве горькая полынь и все сорняки-индикаторы.

Седьмая модификация представляет собой средневозрастные и старые залежи, растительность которых изменена действием скотобоя, но корневищные злаки еще играют значительную роль в их травостое. Сюда относятся полынково-пырейные, пырейно-полынковые, типчаково-пырейно-полынковые, белополынно-острецовые и тому подобные травостои. Такие залежи также богаты растениями-индикаторами, как и несбитые, а поэтому определение типа степи на них также легко.

Восьмую модификацию составляет сорная растительность пашни, которая не картировалась при обследовании естественных кормовых угодий, но принималась во внимание при выявлении целинного растительного покрова территории. При этом использовались сорняки-индикаторы и те из целинных индикаторов, которые не погибают при распашке.

Затруднения при определении типа степи возникают только в случае очень чистых посевов, с малым количеством сорняков; при этом для диагностики используется растительность межников и обочин полевых дорог.

Литература

Геоботаническая карта СССР под редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы, М. 1 : 4 000 000. (1954). — Горбачев Б. Н. (1959). Геоботаническая карта южной половины Ростовской области. В кн.: Природное районирование Северного Кавказа и Нижнего Дона. — Горбачев Б. Н. (1960). Метод растений-индикаторов при составлении карт восстановленного (докультурного) растительного покрова. Тез. докл. на совещ. по картографированию растительности. — Горбачев Б. Н. и О. С. Горожанкина. (1962). Опыт применения растений-индикаторов при составлении карт восстановленного растительного покрова. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Горожанкина О. С. (1960). Опыт объективной проверки растений-индикаторов при составлении карт восстановленного растительного покрова. Тез. докл. на совещ. по картографированию растительности. — Горожанкина О. С. (1961). Растения-индикаторы почв Ростовской области. В кн.: Изучайте почвы своего хозяйства. — Горожанкина О. С. (1963). Растения-индикаторы почв водоразделов юго-восточных районов Ростовской области. Бот. журн., 2. — Горожанкина О. С. (1964). Растения-индикаторы почв водоразделов юго-восточных районов Ростовской области. В кн.: Растительные индикаторы почв, горных пород и подземных вод. — Цаценкин И. А. (1954). Классификация сенокосов и пастбищ Западного Прикаспия и вопросы их комплексного изучения. В кн.: Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР.

Ростовское областное управление
сельского хозяйства.

(Получено 30 IX 1965).

УДК 581.55 : 626.17 : 628.113 (471.43)

Р. П. Савельева

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИ ДЕШИФРИРОВАНИИ ОПОЛЗНЕВЫХ ФОРМ НА КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

С 4 рисунками

Оползневые явления, широко распространенные по берегам водохранилищ, морским побережьям и горным склонам, наносят огромный ущерб народному хозяйству. В связи с проектированием крупных водохранилищ, гидроэлектростанций, развитием промышленного и гражданского строительства возникла необходимость изучения оползней с целью выяснения степени динамичности берегов. Большую помощь в работе при исследовании оползневых явлений на побережьи оказало применение материалов аэрофотосъемки. Дешифрирование оползней по аэроснимкам позволяет на основании ряда специфических признаков с достаточной степенью точности выделять участки активно проявляющихся процессов оползания и планировать проектно-изыскательские и строительные работы по осуществлению защитных противооползневых мероприятий. При написании данной статьи были использованы некоторые положения дешифрирования растительности, имеющиеся в ряде опубликованных работ (Виноградов и Леонтьева, 1957; Виноградов, 1959; Леонтьева, 1961).

Настоящая статья посвящена вопросам изучения особенностей распределения растительности на оползневых «телах», признаков ее дешифрирования и установления ландшафтных связей морфологических разновидностей оползней с другими компонентами природных комплексов на примере правобережья Куйбышевского водохранилища.

Правобережье Куйбышевского водохранилища представляет сильно расчлененную пологохолмистую поверхность Приволжской возвышенности, сложенную песчано-глинистыми и карбонатно-мергелистыми породами верхнего палеозоя, мезозоя и третичной системы (Милановский, 1940). Более половины прибрежной зоны водохранилища занято оползневыми формами различного возраста (от нижнечетвертичного до современного).

В ботанико-географическом отношении бо́льшая часть правобережья водохранилища входит в состав лесостепной подзоны степной зоны (Растительный покров СССР, 1956); северная его часть примыкает к таежной зоне и, следовательно, включает некоторые таежные элементы. Подробное геоботаническое описание лесной, лугово-степной и каменисто-степной растительности, распространенной на исследуемой территории, уже было сделано с различных точек зрения рядом авторов (Спрыгин, 1931; Семенова-Тян-Шанская, 1951; Белавская, 1958; Сидорук, 1959; Благовещенский, 1963 г.); некоторые из них выполнялись с применением аэрометодов (Кудрявцева, 1962; Семенова, 1962). Следует отметить, что в этой литературе, хотя и довольно многочисленной, не содержится исчерпывающих сведений о растительности побережья как единой территории. Исследователи указывают на значительное воздействие человека на растительность, которое выразилось в распашке степей, сокращении лесной площади, изменении состава лесов (вырубка дуба и сосны и смена их мелколиственными).

На Куйбышевском водохранилище в новых гидрологических условиях наблюдается оживление оползневых процессов на склонах, что выражается в широком распространении и быстроте развития оползней (Емельянова, 1959). Процессы оползания берега водохранилища связаны с литологическими особенностями пород, слагающих их, условиями залегания пород (Золотарев, 1959; Кондратьев, 1960), расчлененностью склона, а также составом растительности и распределением ее на коренном склоне.

В районе исследований среди большого разнообразия оползневых форм по их плановому изображению выделяются три основных типа оползней: циркообразные, фронтальные и оползни-потоки. В зависимости от продолжительности и интенсивности процесса оползания и характера отложений, в каждом из типов возможно выделение переходных подтипов оползневых форм. К последним относятся, например, циркообразные оползни с межцирковыми гребнями и со слившимися цирками, фронтальные прямолинейные, фронтальные крупно- и мелкофестончатые. Помимо ярко выраженных оползней-потоков, имеющих рукавообразную форму, выделены древовидные, состоящие из нескольких элементарных оползней. На водоразделах по специфическому рисунку фотоизображения опознаются древние оползни, снивелированные дочетвертичной денудацией.

Изучение растительности оползневых форм сопровождалось комплексным теодолитным профилированием правого склона долины р. Волги.

I. Циркообразные оползни. Развиты на всей территории исследуемого района во всех литологических разновидностях пород. Этот тип является начальной стадией развития оползневых явлений и отличается от других циркообразной формой в плане.

а) Циркообразные оползни с отдельными цирками. Подъем уровня воды в долине на 20—21 м в связи с созданием водохранилища обусловил размыв древнеоползневых делювиальных накоплений в подошве склона, что вызвало появление новых глыбовых оползней. Особенно сильное разрушение берега отмечается к юго-востоку от быв. Тархановской пристани и поселка Захарьевских рудников. На аэроснимках масштаба 1 : 10 000; 1 : 5000 бугристая поверхность оползающей массы дешифрируется по неправильно ячеистому рисунку фотоизображения нарушенного древостоя (рис. 1). Отчетливая поверхность срыва тела оползня, лишенная растительности, резко контрастирует с залесенной частью оползневого склона.

б) Циркообразные оползни с межцирковыми гребнями, развитые в глинистых отложениях, иногда перекрытых плотными мергелями, имеют ступенчатый профиль с мягкобугристым микрорельефом. Расчлененность рельефа создает мозаичность в распределении лугово-степных сообществ с обилием рыхлокустовых и корневищных злаков (*Calamagrostis epigeios*, *Bromus inermis*, *Agrostis canina*, *Alopecurus ventricosus*) и мезофильного разнотравья (*Filipendula stepposa*, *Inula britannica*, *Lathyrus pratensis*) на слегка наклонной к урезу воды поверхности оползневых тел (М. Ундоры, Долиновка). Проективное покрытие травостоя на оползне достигает иногда 60—65%. Основные стенки срыва оползневых тел прослеживаются по неравномерно-пятнистому рисунку изреженных полынково-типчаковых и тырсово-типчаковых сообществ. Проективное покрытие травостоя 15—20%. Почвы здесь маломощные или скелетные. Склоны и вершины оползневых бугров заняты теми же сообществами, которые характерны и для основных стенок срыва, но с проективным покрытием травостоя 30—40%. По ложбинам между оползневыми буграми располагаются злаково (*Calamagrostis epigeios*, *Deschampsia caespitosa*, *Helictotrichon desertorum*)-разнотравные (*Sanguisorba officinalis*, *Galium verum*, *Salvia pratense*) сообщества, а по бортам оползневых тел — вейниково-морковниковые (*Calamagrostis epigeios*, *Silaus besseri*). По тыловым швам оползневых ступеней следует узкая полоса из рогоза или камыша. Иногда в области подошвы поверхность оползневого тела сильно гофрирована. На запрокинутых оползневых блоках сохранилась растительность, по составу и строению близкая к плакорной, в травостое ее, обычно высоком и густом, особенно обильно разнотравье (*Filipendula hexapetala*, *Fragaria viridis*, *Trifolium montanum*, *Galium verum*) и корневищные злаки (*Bromus riparius*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*).

В пределах цирков, приуроченных к плотным мергелистым отложениям, встречаются оползневые останцы, отделившиеся от бортов оползней и перемещенные вниз, с разреженными тимьянниками на их вершинах и склонах (Шиловка, Сенгилеевский цементный завод). Межцирковые гребни, чаще всего сложенные брекчией известняков и обычно не достигающие уреза воды, заканчиваются круто обрывающимися поперечными уступами и дешифрируются по светло-серому тону разнотравно (*Eryngium planum*, *Inula hirta*, *Galium ruthenicum*)-злаковых (*Festuca sulcata*, *Poa stepposa*, *Helictotrichon desertorum*) и полынково-типчаковых сообществ.

в) Циркообразные оползни без межцирковых гребней обычны в южной части водохранилища, в пределах распространения меловых отложений. Они отличаются крупными размерами и характерным более или менее пологим крупноступенчатым профилем. Межцирковые гребни снивелированы и лишь местами сохранились в верхней части склона. На аэроснимках масштаба 1 : 10 000 и 1 : 5 000 стенки срыва оползневых ступеней отчетливо дешифрируются по извилистым темно-серым линиям разреженных вейниково-полынковых сообществ с резкими белыми пятнами в местах обнажения коренных пород. Мягкобугристые оползневые ступени дешифрируются по ребристо-полосчатому рисунку сочетаний пастбищноразнотравно-типчаковых и чабрецово-полынково-типчаковых сообществ. Общее проективное покрытие травостоя не превышает 55%. В нижней части склона происходит активизация оползневых подвижек — образуются ступени оседания и свежие трещины в дерновом покрове. Несомкнутые заросли вейника и тростника в области подошвы оползня говорят о значительной влагонасыщенности грунта, вызванного подъемом уровня воды, либо выклиниванием подземных вод.

Циркообразные оползни без межцирковых гребней с залесенными телами, дешифрируемые по крупнозернистому рисунку дубово-липовых насаждений, стабильны в настоящее время, лишь у линии уреза воды происходит обрушение береговой части склона вместе с погибающими стволами деревьев. Располагаясь у берегового обрыва, деревья создают на аэроснимках неровности в очертании формирующегося берегового склона.

II. **Фронтальные оползни.** К фронтальному типу относятся оползни, вытянутые в плане вдоль склонов и представляющие, по-видимому, конечную фазу развития оползней циркообразных.

а) Фронтальные крупнофестончатые оползни с очень малой кривизной дуги плоскостей срывов встречены южнее с. Кременков и с. Новодевичье (рис. 2, *а*). Оползневый материал сложен брекчией глин (у основания оползней) и брекчией известняков. Террасовые ступени в оползнях данного типа очень хорошо выражены как в профиле оползня, так и в его плане. Распределение растительности на поверхности оползневых тел находится в зависимости от степени развития почвенного покрова и увлажнения (рис. 2, *б*). В нижних частях оползневых бугров и особенно в межбугровых понижениях на менее щебнистых почвах преобладают тырсово-разнотравные (*Veronica multifida*, *Dianthus versicolor*, *Malva silvestris*) сообщества. На вершинах бугров и основных стенках срыва оползней на выходах коренных пород господствуют чабрецово-типчаковые, полынково-петрофитноразнотравные (*Allium globosum*, *Gypsophila patrinii*, *Clausia aprica*) сообщества, разреженные тимьянники (*Thymus marschallianus*, *T. serpyllum*). Петрофитные комплексы дешифрируются по сочетанию мелкопятнистого рисунка тимьянников с полосчатым рисунком более темных разнотравно-типчаковых участков.

б) Фронтальные мелкофестончатые оползни (южнее пос. Городище, пос. Сенгилея), развитые в глинистых отложениях (нижний мел или верхняя юра) или в суглинках (четвертичные образования), представляют собой слившиеся амфитеатры циркообразных оползней. Межцирковые гребни в большинстве случаев отсутствуют или располагаются в верхних частях в виде фестонов. Поверхность тела оползней характеризуется ярко выраженным микрорельефом, наличием многочисленных трещин (глубиной до 1.5—2 м, при ширине до 30—40 см и длине 1.0—1.5 м). Стенки отрыва оползневых ступеней заняты полынно (*Artemisia marschalliana*, *A. austriaca*)-типчаковыми сообществами; в местах современных оползневых подвижек появляются заросли мать-и-мачехи. В зависимости от микрорельефа тело оползней характеризуется определенными сочетаниями слабосомкнутых сообществ, основными компонентами которых являются *Agropyrum repens*, *Chenopodium album*, *Hypericum elegans*, *Delphinium consolida*, в состав которых иногда входят кустарники (*Cytisus ruthenica*, *Amygdalus nana*, *Spiraea hypericifolia*), создающие изображение пятнистости на аэроснимках. Хорошо выраженные в плане фестоны, остатки межцирковых гребней, дешифрируются по мелкозернистому рисунку единичных лесных группировок (вяз, липа) в сочетании с пятнистым рисунком полынково-типчаковых сообществ.

в) Фронтальные прямолинейные оползни (выше пос. Подвалье, г. Тетюшей), развитые в плотных мергелистых отложениях, характеризуются прямолинейностью бровки на большом протяжении и лишь небольшим изгибом ее по краям оползня (рис. 3, *а*). Они имеют 3—4-ступенчатые профили склонов со сложным микрорельефом площадок ступеней. Хорошо выраженные стенки срывов оползневых ступеней дешифрируются по пятнистому рисунку изображения разреженных полынково-тимьянников. В межбугровых понижениях, в связи с лучшими топо-эко-

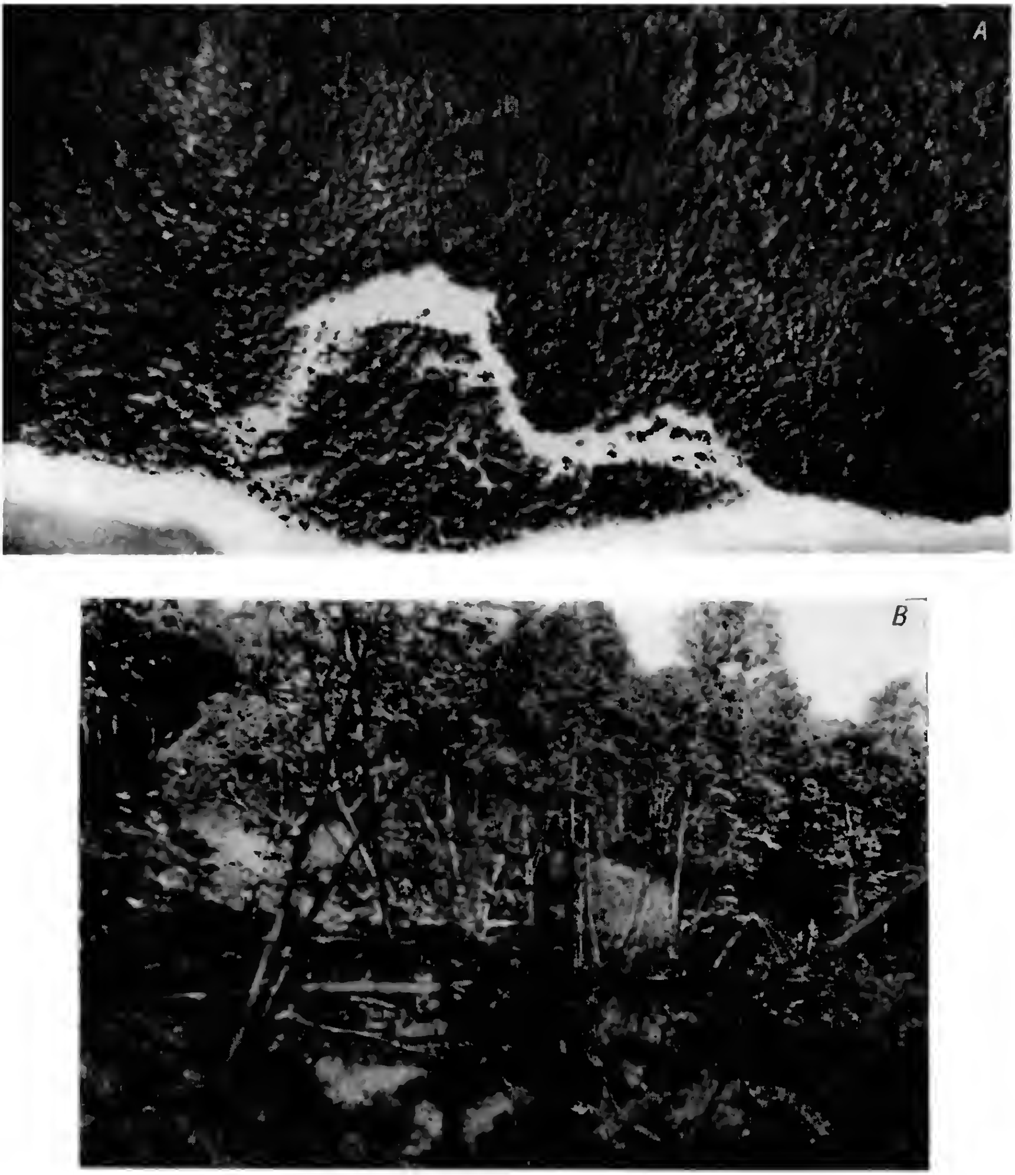


Рис. 1. Современный циркообразный оползень в облесенной части коренного склона. (Фот. Широкова).

А — аэроснимок масштаба 1 : 5000. В — наземный снимок. На теле оползня хорошо заметна нарушенность древостоя, имеющего разнообразную ориентировку.

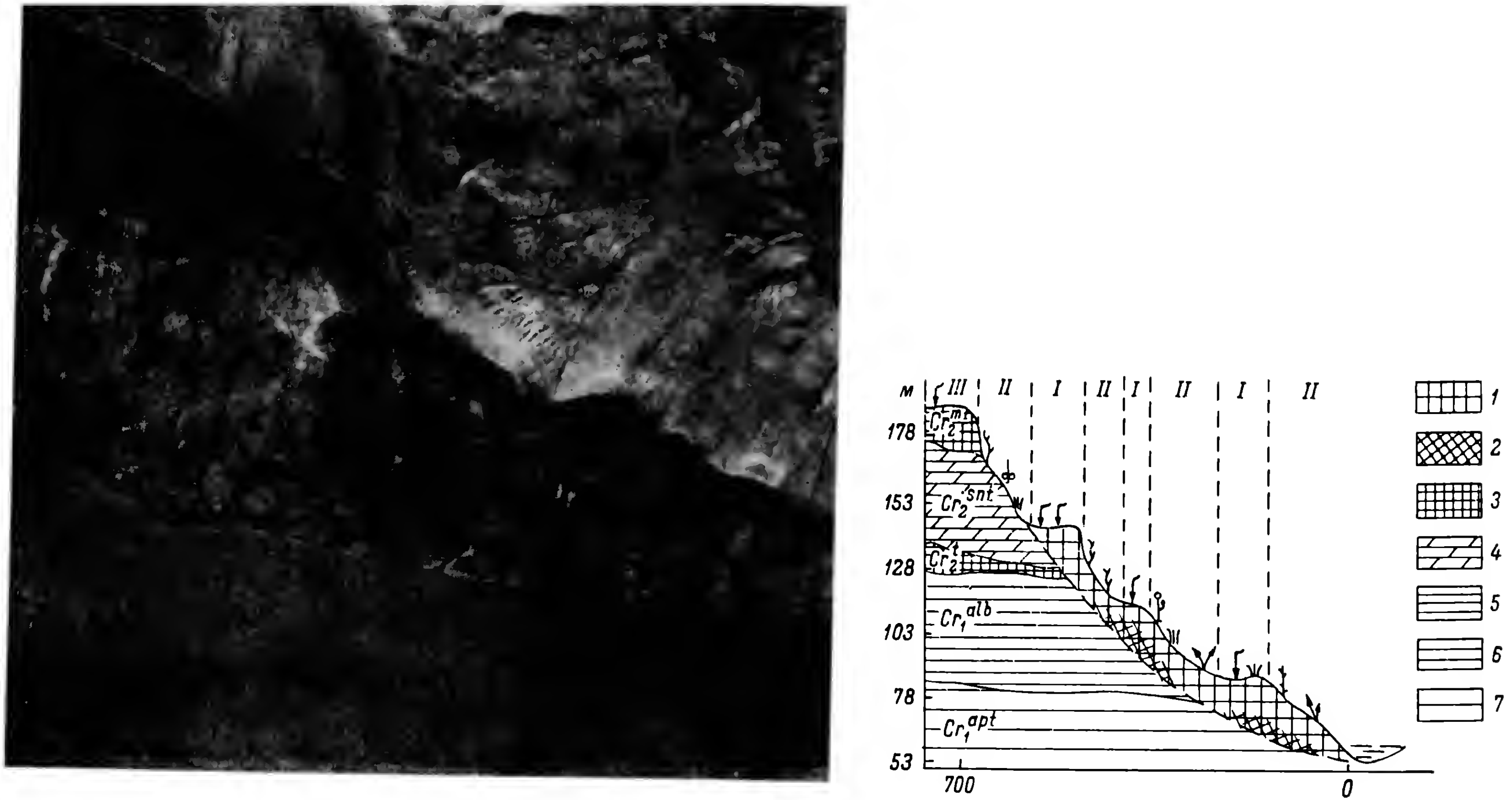


Рис. 2. Фронтальный крупнофестончатый оползень.

Фрагмент аэроснимка масштаба 1 : 10 000, летний аспект, панхром и схематический профиль оползня. *I* — сочетание тырсово-типчаковых и тырсово-полынково-типчаковых сообществ на мягкобугристых оползневых ступенях; *II* — сочетание петрофитноразнотравно-типчаковых и тимьянниково-полынковых сообществ по стенкам отрыва оползневых ступеней; *III* — тырсово-полынково-типчаковые и полынково-типчаковые сообщества вдоль бровки оползневого склона. *1* — брекчированная оползневая масса (сильно трещиноватые известняки Cr_2); *2* — оползневая масса из перемятых глин Cr_1; *3* — мел белый писчий плотный Cr_2^{mt}; *4* — мергели серые окремненные Cr_2^{snt}; *5* — мергели мелоподобные и мел писчий, белый Cr_1^{alb}; *6* — глина темно-серая, плотная, с прослойками глауконитового песка $Cr_1^{alb-apt}$; *7* — глина черная жирная с «плитой» Cr_1^{apt}.

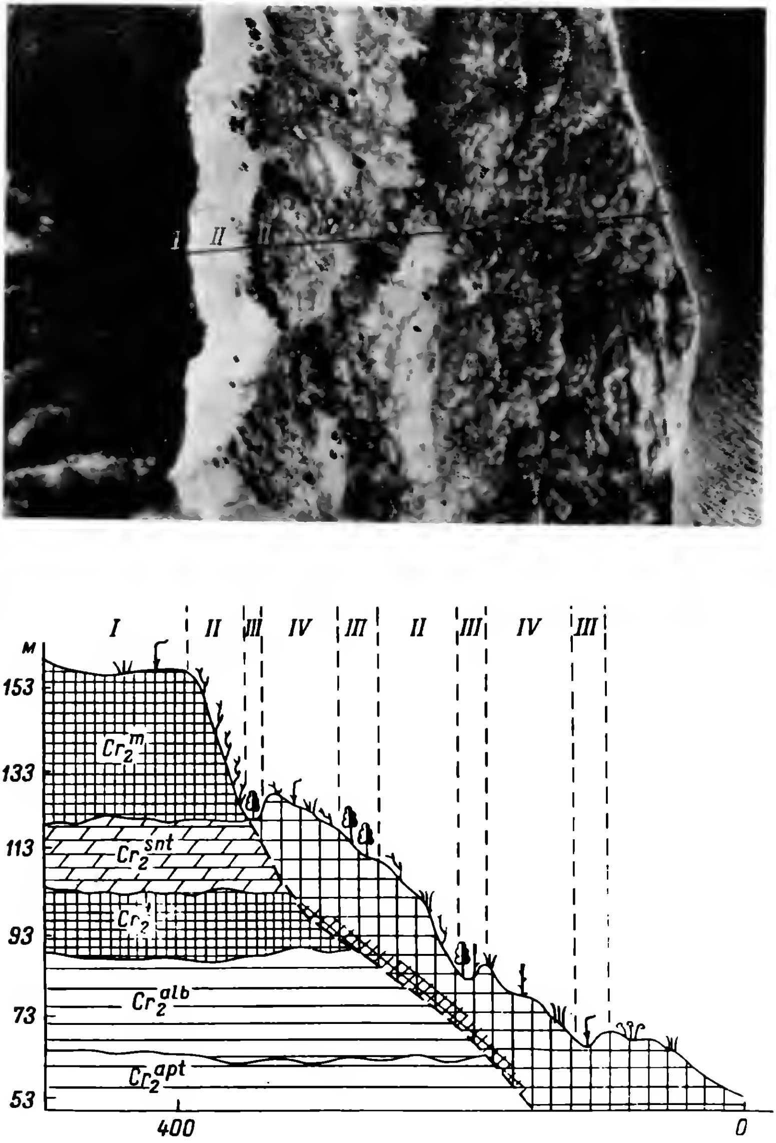


Рис. 3. Фронтальный прямолинейный оползень.

Фрагмент аэроснимка масштаба 1 : 5000, летний аспект, панхром и схематический профиль оползня.

I — тырсово-типчаковые сообщества вдоль бровки оползневого склона; *II* — тимьянниковые и полынково-типчаково-чабрецовые сообщества на стенках срыва оползневых ступеней; *III* — тырсово-петрофитноразнотравные и типчаково-тырсовые сообщества в сочетании с фрагментами березняка и зарослей гидромезофитов в микропонижениях и по тыловым швам; *IV* — разреженные тырсово-типчаковые, и разнотравно-полынковые сообщества на вершинах и склонах оползневых бугров. Остальные обозначения литологии те же, что и на рис. 2, *б*.

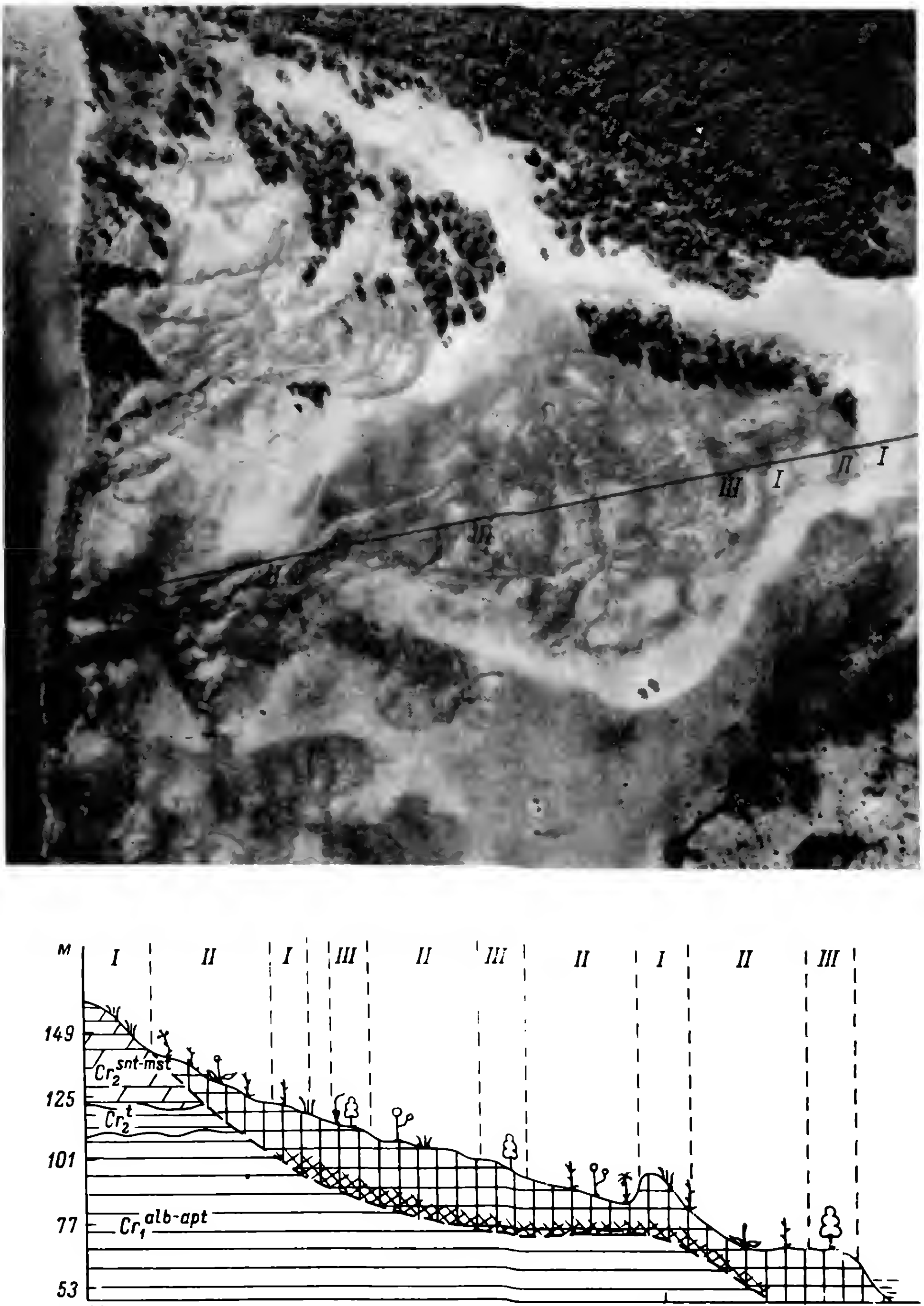


Рис. 4. Оползень-поток.

Фрагмент аэроснимка масштаба 1 : 5000, летний аспект, панхром, и схематический профиль оползня. *I* — изреженные полынково-типчаковые и типчаково-полынковые сообщества на вершинах и склонах оползневых бугров; *II* — тысячелистниково-клеверно-типчаковые и пырейно-типчаковые сообщества на полого-мелкобугристом теле оползня; *III* — заросли из камыша, рогоза с единичными стволами ивы в понижениях между оползневыми буграми. Остальные обозначения литологии те же, что и на рис. 2, *б*.

логическими условиями, развивается петрофильное разнотравье (*Scabiosa isetensis*, *Silene chlorantha*) с незначительной примесью *Stipa capillata* и *Festuca sulcata* (рис. 3, *б*). Довольно часто здесь, как и по тыловым швам оползневых ступеней, встречаются сообщества древесных пород (береза, вяз) с саблеобразным изгибом стволов, которые отчетливо дешифрируются по крупнозернистому рисунку изображения. Тыловые швы дешифрируются по гомогенным округлым или почковидным пятнам темного тона зарослей из рогоза, камыша на фоне светловато-серого тона петрофитных сообществ. Бугры выпирания на площадках оползневых ступеней дешифрируются по светло-серому тону тимьянниково-типчаковых, полынково-тимьянниковых сообществ.

На правобережье водохранилища встречаются, кроме того, фронтальные прямолинейные оползни, развивающиеся при двучленном строении геологического разреза склона: основание склона сложено глинистыми пластичными отложениями нижнего мела, вверху залегают известняки верхнемелового возраста (пос. Новодевичье). Тело оползня облесено, причем основной стенке срыва оползня свойственны сильно изогнутые, почти стелющиеся стволы березовых насаждений. Искривление стволов служит надежным индикатором оползневых процессов и хорошо воспринимается стереоскопически на аэроснимках масштаба 1 : 10 000, 1 : 5000. Неравномерная сомкнутость древесного полога на слабобугристой поверхности оползневого тела также свидетельствует о происходивших смещениях. В нижней части оползневого склона прослеживаются свежие трещины в дерновом покрове, а наклоненные стволы орляково-вейникового березняка указывают на современные локальные оползневые подвижки в этой части. Верхние облесенные оползневые уровни в настоящее время стабильны.

III. Оползни-потоки. Своеобразием оползней-потоков является их вытянутая поперек склона форма.

а) Простые потоки (у пос. Буераки, пос. Климовки) имеют удлиненную форму, более или менее одинаковую ширину в любой части оползня или расширенную верхнюю часть (в виде полуцирка) (рис. 4, *а*). В отличие от крупноступенчатых профилей склонов выше рассмотренных типов оползней, оползни-потоки характеризуются мелкобугристым рельефом, наклоненным к урезу воды (рис. 4, *б*). Оползни-потоки дешифрируются по параллельным, повторяющим форму оползня-цирка, темновато-серым линиям разнотравно (*Achillea nobilis*, *Potentilla anserina*, *Trifolium repens*)-злаковых, полынково-типчаковых сообществ. Боковые стенки срыва оползневых тел, а иногда и межбугровые понижения дешифрируются по крупнозернистому рисунку древесных пород.

б) Древовидные оползни-потоки (к северу от пос. Долиновка). Почти слившиеся полуцирки отдельных оползней переходят в типичные удлиненные «потоки», оползающий материал которых движется по мелким овражкам. Современные оползающие блоки в свою очередь гофрированы и разбиты на более мелкие части. Поверхность оползающих блоков покрыта группировками типчака, полынка, клевера ползучего, тысячелистника; стенки отрыва еще лишены растительности. Нижние части склонов, занятые порослевым дубом и отчасти ивняком, сохраняют относительную стабильность.

в) Оползни-потоки залесенной части коренного склона, хорошо опознаются на аэроснимках масштаба 1 : 25 000 по светлому тону изображения обнаженных пород на более темном фоне покрытого лесом склона.

IV. Древние оползни, снивелированные дочетвертичной денудацией и не выраженные в современном рельефе, обнаруживаются при дешифрировании аэроснимков по мягким серым тонам типчаково-тырсовых, полынково-тырсово-типчаковых сообществ и конфигурации. Современные оползневые процессы развиваются и по оврагам правобережья Куйбышевского водохранилища. Склоны оврагов и балок испытывают весьма интенсивное воздействие выпаса, поэтому разнотравно-луговостепные сообщества замещены здесь лядвенцово-типчаковыми и клеверно-типчаковыми. Состояние растительности указывает на типы склоновых процессов (Кесь и Семенова-Тян-Шанская, 1951). На заросших склонах происходит лишь слабое делювиальное перемещение почв. Для оползневых склонов характерно наличие пятен почти ненарушенных дернин, чередующихся с обнаженными грунтами.

В связи с тем что растительность является одним из косвенных признаков дешифрирования оползневых процессов, было проведено сопоставление распределения древесной растительности на оползневых склонах со степенью активности оползневых явлений. Оказалось, что активность оползания значительно снижается на облесенных участках коренного склона. В целом для коренного склона правобережья водохранилища, покрытого лесной растительностью, характерна его относительная стабильность. Представляет интерес совпадение границы распространения леса с бровкой оползневого склона. Выше бровки, особенно в южной части водохранилища, лес отсутствует. Надо полагать, что распространение леса соответствует близкому к поверхности залеганию грунтовых вод, чем объясняется и наличие под древесным пологом травянистых видов гидрофильного типа. Современных оползневых смещений здесь почти нет. Влияние древесно-кустарниковой растительности на сокращение и уменьшение объема оползневых явлений в береговой полосе несомненно.

Значительный интерес и вместе с тем большие трудности представляет экстраполяция признаков и методов дешифрирования растительности с изученных оползневых участков на непосещенные территории других географических районов. В отличие от широтной, экстраполяция в меридиональном направлении ограничена. Экстраполяция признаков дешифрирования степных и лугово-степных группировок возможна только в пределах сравнительно небольшого района с определенным и неизменным комплексом ландшафтных условий (Виноградов, 1962). Признаки дешифрирования растительности на оползнях, разработанные на примере правобережья Куйбышевского водохранилища, могут быть применены при экстраполяции данных на правобережье северной части Волгоградского водохранилища.

Таковы некоторые признаки и особенности дешифрирования на аэроснимках основных типов оползней прибрежной зоны Куйбышевского водохранилища. Знание признаков дешифрирования растительности оползневых форм дает возможность использовать растительность в качестве индикатора при геоморфологическом и инженерно-геологическом дешифрировании оползней.

Литература

Белавская А. П. (1958). Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после наполнения. Бюлл. Инст. биолог. водохранилищ АН СССР, 2. — Благовещенский В. В. (1951). Лесная растительность Южноульяновского водораздела в связи с ее водоохранной ролью. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., 3. — Виноградов Б. В. (1959). Вопросы ботанико-географического дешифрирования аэрофотоснимков Северного Казахстана. Бот. журн., 4. — Виноградов Б. В. (1962). Географические закономерности дальней экстраполяции признаков дешифрирования ландшафтов-аналогов. В сб.: Применение аэрометодов для изучения грунтовых вод. — Виноградов Б. В. и Е. В. Леонтьева. (1957). Использование аэрометодов при изучении растительности Северного Казахстана. В кн.: Материалы к использованию аэрометодов при изучении почв и растительности Северного Казахстана. — Емельянова Е. П. (1959). О значении подземных вод и процессов эрозии или абразии в возникновении оползней на природных склонах. Вопросы гидрогеологии и инженерной геологии. Тр. ВСЕГИНГЕО, 18. — Золотарев Г. С. (1959). Новые данные об оползнях Поволжья. Опыт и методика изучения гидрогеологических и инженерно-геологических условий крупных водохранилищ.— Зубенко Ф. С. (1962). Берега Куйбышевского водохранилища. В сб.: Берега Куйбышевского водохранилища. — Кесь А. С. и А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1951). Формирование склонов овражно-эрозионного рельефа. В сб.: Проблемы физической географии, 17. — Кондратьев Н. В. (1960). Расчеты береговых переформирований на водохранилищах. — Кудрявцева Е. Н. (1962). Растительный покров побережья Куйбышевского водохранилища. В сб.: Берега Куйбышевского водохранилища. — Леонтьева Е. В. (1961). О зависимости характера изображения на аэроснимках некоторых фитоценозов степи и лесостепи от их строения. В сб.: Использование аэрометодов при исследовании природных ресурсов. — Милановский Е. В. (1940). Очерк геологии Среднего и Нижнего Поволжья. — Растительный покров СССР. (1956). Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1 : 4 000 000, под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы, ч. II. — Семенова Н. Н. (1962). Почвенный покров побережья Куйбышевского водохранилища. В сб.: Берега Куйбышевского водохранилища. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1951). Роль растительности в развитии эрозионных процессов на Приволжской возвышенности. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 7. — Сидорук И. С. (1959). Степная растительность Среднего Поволжья (Куйбышевская и Ульяновская области). Уч. зап. Куйбышевск. пед. инст., 22. — Спрыгин И. И. (1931). Растительный покров Средневолжского края.

Лаборатория аэрометодов
Геологического комитета
при Совете Министров СССР,
Ленинград.

(Получено 8 IV 1965).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.174.1

А. А. Шахов и Б. М. Голубкова

СТРУКТУРА ХЛОРОПЛАСТОВ И ЛИПОИДНАЯ ГЛОБУЛЯЦИЯ

С 1 таблицей рисунков

Высокая степень структурной организации фотосинтетического аппарата побуждает уделять все большее внимание детальному изучению отдельных элементов хлоропласта. В нашей предыдущей работе о структуре хлоропластов в онтогенезе растений (Шахов и Голубкова, 1964) рассмотрена структура целых изолированных хлоропластов, выделенных из суспензии. Настоящая работа посвящена тому же вопросу, но изменения в строении прослеживаются на ультратонких срезах.

При исследовании хлоропластов растений при пониженной температуре корневой системы и длинном дне были найдены (Шахов и Голубкова, 1960) существенные изменения в структуре и функции этого органоида. Одно из изменений элементов хлоропласта относится к размеру и количеству осмиофильных гранул, имеющих, как известно, липоидную природу. Под влиянием пониженной температуры в зоне корневой системы в хлоропластах листьев томатов значительно увеличивается содержание осмиофильных гранул, что показано нами в цитированной работе 1960 г. Дальнейшее изучение структуры и функции целых хлоропластов, выделенных из суспензии листьев картофеля, показало, что строение сформированного хлоропласта претерпевает в онтогенезе растения большие изменения. Такие изменения отчетливо наблюдались на изолированных хлоропластах при просмотре их в электронном микроскопе при увеличении 7000. При этом установлено, что одним из структурных признаков и функциональных особенностей сформированных хлоропластов на разных фазах развития картофеля является липоидная глобуляция, т. е. накопление и увеличение размера осмиофильных гранул, или глобул, хорошо видимых по всей поверхности хлоропласта (Шахов и Голубкова, 1964). В задачу данного исследования входило выяснение ультратонкой структуры хлоропласта и наличия липоидной глобуляции в течение онтогенеза растения.

Для получения ультратонких срезов пластид была применена следующая методика. Фиксация материала производилась по общепринятой методике Паладе при pH=7.4. Объекты контрастировались 0.5%-й фосфорно-вольфрамовой кислотой. Заливка объектов проводилась в желатиновых капсулах смесью бутил- и метилметакрилата (4 : 1) с 1%-й перекисью бензоила. Ультратонкие срезы (толщина 400—800 Å) получены на ультрамикротоме Зитте типа Реахерт. Препараты исследовались в электронном микроскопе JEM-5g при увеличении 10 000 с последующим светооптическим увеличением.

В фазе 16-дневных всходов, в молодых еще растущих листьях верхних ярусов картофеля наблюдаются хлоропласты округлой или овальной формы небольшого размера, окруженные двуслойной мембраной. Ламеллярная система содержит лишь несколько дисков гран, а в строме имеются 1—3 крахмальных зерна. Но уже в таком молодом хлоропласте просматриваются мелкие осмиофильные гранулы (таблица, *1*).

В листьях нижних ярусов этого же растения наблюдались крупные хлоропласты, значительно превышающие размеры пластид верхних ярусов (*2*). Они окружены хорошо выраженной двойной мембраной и характеризуются развитой ламеллярной системой. Непосредственно под оболочкой располагается зернистая строма, лишенная ламелл. Граны состоят из 4—10 дисков. На электронномикроскопическом снимке можно видеть ламеллы гран и короткие межгранные ламеллы. Между ламеллами находятся крахмальные зерна. В матриксе этих хлоропластов просматриваются осмиофильные гранулы, размер которых заметно увеличивается.

Как отмечалось нами на хлоропластах, выделенных из суспензии, липоидная грануляция особенно резко выражена у пластид в конце фазы цветения картофеля в листьях средних и особенно нижних ярусов. В стареющих хлоропластах, по мере их деструкции, липоидные гранулы становятся проеобладающим структурным элементом пластид; ультратонкие срезы подтверждают это, в соответствии с ранее высказанным положением. Так, в фазе цветения в листьях нижних ярусов картофеля в большинстве случаев содержатся хлоропласты меньшего размера. Можно было наблюдать картину, когда часть хлоропласта лишена гран и заполнена только стромой, а осмиофильные глобулы достигают наибольшей величины (*3*). При этом крупные осмиофильные глобулы (*4*) словно распирают ламеллы, располагаясь между ними; граны же не содержат такого количества дисков, которое наблюдалось в листьях нижних ярусов молодых растений.

В настоящее время считается, что хорошие электронные микрофотографии образца, фиксированного четырехокисью осмия, довольно точно отражают распределение в хлоропласте массы вещества, которое существует в нативном состоянии (Сейджер, 1962). Поэтому можно полагать, что выявленная в онтогенезе изменчивость субмикроскопической структуры дает правильное представление о состоянии хлоропластов в определенные периоды развития растений.

Процесс липоидной глобуляции, обнаруженный ранее на целых изолированных хлоропластах, выделенных из суспензии листьев картофеля, и исследованный в данной работе на ультратонких срезах того же объекта, является закономерным в строении и функции хлоропласта. Он присущ хлоропласту почти на всех фазах или этапах его морфогенеза. Судя по схеме строения хлоропласта (Веттштейн, 1962), отдельные осмиофильные гранулы (глобулы) уже обнаруживаются в фазе слияния пузырьков в первичные слои, располагающиеся радиально. На основании электронных микрофотографий, помещенных в работе Сана (Sun, 1963), следует считать, что осмиофильные глобулы в хлоропластах *Equisetum hiemale* образуются еще до слияния пузырьков, в сферических или палочковидных тельцах. По нашим данным, липоидные глобулы в хлоропластах хорошо заметны в молодых еще растущих листьях картофеля (*1*); наибольшего выражения этот процесс достигает во вполне сформированном зрелом хлоропласте в генеративный период развития растений (бутонизация, цветение). На одном и том же взрослом растении липоидная глобуляция в хлоропластах проявляется сильнее в листьях нижнего яруса, т. е. в хлоропластах более старых, что находится в согласии с данными Гринвуда и др. (Greenwood и др., 1963).

Осмиофильные глобулы явились предметом недавнего исследования Ситте (Sitte, 1963), который отверг возможность видеть в них артефакт, ибо они регулярно наблюдаются в безукоризненно фиксированных хлоропластах и скапливаются, когда в хлоропласте создаются запасы липоидов. Он считает, что глобулы следует понимать как прижизненные структуры (Vitalstrukturen). В хлоропластах мха *Atrichum undulatum* Ситте наблюдал глобулы относительно одинаковой величины (диаметром около 130 nm); они плотно сгруппированы в структуры гексагональной формы и располагаются между мембранами стромы. Глобулы непосредственно не соприкасаются друг с другом, а остаются разделенными посредством тонких, толщиной 5—8 nm ламелл. Каждая отдельная группа глобул, по мнению Ситте, является самоупорядоченной (Selbstordnendes) системой.

Имеющиеся данные говорят о развитии процесса липоидной глобуляции первоначально не в дисках, а в матриксе хлоропласта. Предположение о происхождении липоидных гранул из матрикса и локализации процесса липоидной глобуляции в нем основывается на том, что осмиофильные гранулы обнаруживаются в фазе слияния пузырьков, когда еще не существует дисков.

Д. Веттштейн (1962) полагает, что процессу накопления осмиофильных глобул соответствует необычно высокое содержание хлорофилла и каротиноидов. Одновременно с разрушением глобул идет выцветание пигментов. Отсюда Веттштейн приходит к выводу, что глобулы содержат хлорофилл и каротиноиды и являются хромолипидами. Это наводит на мысль, что процесс липоидной грануляции в развитом хлоропласте должен быть инициирован лучистой энергией и в своем течении каким-то путем связан с дисками, содержащими пигменты, и с матриксом.

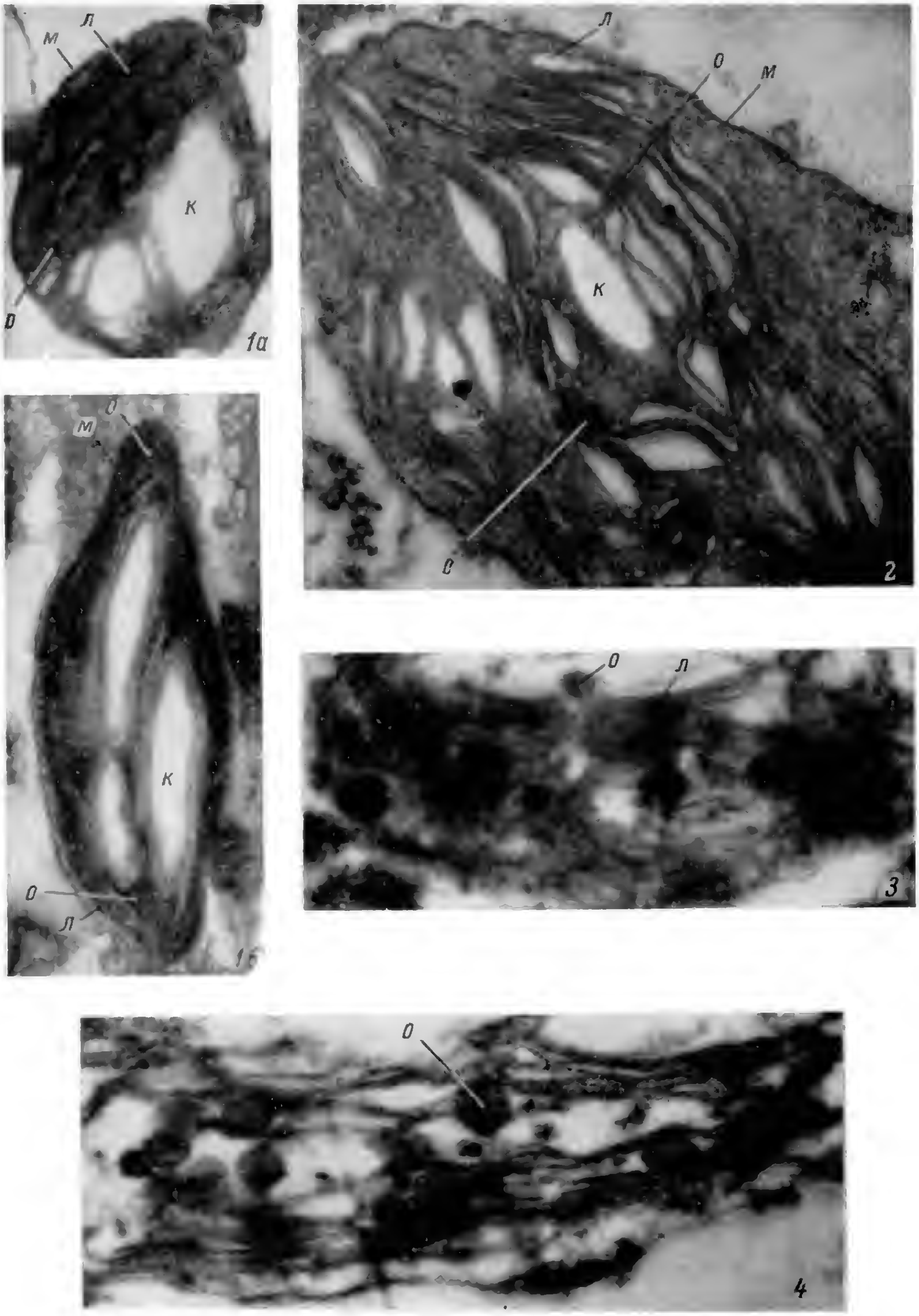
При сравнении интенсивности липоидной глобуляции на целых изолированных пластидах, выделенных нами из суспензии листьев, и на ультратонких срезах того же объекта создается впечатление, что по периферии хлоропластов глобуляция выражена сильнее.

Обобщая наши и литературные данные (Ходж, 1961; Бенсон, 1962; Веттштейн 1962; Greenwood, и др., 1963; Sitte, 1963), можно говорить, что процесс липоидной глобуляции присущ хлоропластам растений, находящимся на разных ступенях эволюционного развития. Об этом свидетельствуют электронные микрофотографии хлоропластов у растений разных систематических групп (мхи, водоросли, высшие растения).

Связь липоидной глобуляции с развитием хлоропласта дает основание предполагать, что осмиофильные глобулы, по-видимому, относительно самостоятельная структурная единица хлоропласта, подверженная изменениям в связи с процессами метаболизма в хлоропласте. Массовое образование липоидных гранул вполне развитого хлоропласта есть закономерное явление в его жизнедеятельности. Экологические условия, как выявлено нами в предыдущих работах, влияют на этот процесс, усиливая или замедляя его.

Выводы

1. На ультратонких срезах хлоропластов из листьев картофеля отмечено изменение структуры этого органоида в онтогенезе растений: увеличение размера хлоропластов до начала генеративного периода, развитие ламеллярной системы, образование гран, уменьшение относительной величины крахмальных зерен.



Хлоропласты листьев картофеля. Увел. 30 000.

1а и *1б* — хлоропласты (*а* и *б*) листьев верхних ярусов картофеля сорта 'Ранняя Роза' (фаза всходов): *М* — мембрана; *к* — крахмальные зерна; *л* — ламеллы; *о* — осмиофильные гранулы (глобулы). *2* — хлоропласт листьев нижнего яруса картофеля (фаза всходов). *3* и *4* — хлоропласты листьев нижних ярусов картофеля (фаза цветения).

2. По мере развития хлоропласта и образования в нем гран прогрессивно протекает процесс липоидной глобуляции, который выражается в увеличении размера и количества осмиофильных глобул.

3. Липоидная глобуляция, по наблюдениям на срезах хлоропластов, наиболее выражена в генеративной фазе развития растений в листьях нижних ярусов, когда осмиофильные глобулы выступают в качестве резко выраженной структурной особенности хлоропласта.

Литература

Бенсон А. А. (1962). Обмен липидов в хлоропластах. Тр. V Междунар. биохим. конгр. Симпозиум VI : 349—359. — Веттштейн Д. (1962). Формирование пластид структур. В сб.: Структура и функция фотосинтетического аппарата. — Сейджер Р. (1962). Структура хлоропласта и ее связь с фотосинтетической активностью. В сб.: Структура и функция фотосинтетического аппарата. — Ходж А. (1961). Тонкая структура пластинчатых систем на примере хлоропластов. В сб.: Современные проблемы биофизики, 2. — Шахов А. А. и Б. М. Голубкова. (1960). Электронномикроскопическое исследование хлоропластов растений в условиях пониженной температуры корневой системы. ДАН СССР, 135, 2. — Шахов А. А. и Б. М. Голубкова (1964). Структура хлоропластов в онтогенезе растений. Бот. журн., 4. — Bailey J. L. a. A. G. Whiborn. (1963). Globules of the spinach-beet chloroplast. Biophys. Acta., 78, 1 : 163—174. — Greenwood A. D., R. L. Leech, I. P. Williams. (1963). The osmiophilic globules as a normal component of chloroplasts and their isolation and composition in *Vicia faba* L. Biochem.-Biophys. Acta, 78, 1. — Hrsel J. (1962). The electron microscopic investigation of changes in cytolpasmic structures in leaves of *Cucumis sativa* L. infected with cucumber virus 4. Biologia Plantarum, 4 (3) : 232—238. — Sitte P. (1963). Hexagonale Anordnung der Globuli in Moos-Chloroplasten. Protoplasma, 56, 2 : 198—201. — Sun C. N. (1963). Submicroscopic structure and development of chloroplasts of *Equisetum hiemale* L. Protoplasma, 56, 2 : 346—354.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 20 XI 1964).

УДК 581.142 : 581.9 (471.63)

Вл. В. Скрипчинский

О ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ СТАВРОПОЛЬСКОЙ ФЛОРЫ

При введении в культуру дикорастующих декоративных луковичных, корневищных, клубне- и корнеплодных многолетников приходится сталкиваться с необходимостью проращивания их семян в лабораторных условиях. Часто оказывается, что получение всходов связано с большими затруднениями. С такого рода явлениями исследователи встречались при изучении многих дикорастущих растений. Особенно детально этот вопрос изучен в отношении сорных растений (Мальцев, 1931; Корсмо, 1933; Котт, 1955). Что же касается интересующей нас группы растений, то можно отметить работы ряда исследователей, изучавших те или иные виды (Каменский 1931; Бочанцева 1951; Проскоряков, 1952, и др.). Это побудило нас провести специальное исследование прорастания семян растений из группы декоративных многолетников.

Первый опыт, носивший рекогносцировочный характер, был поставлен для выяснения наличия послеуборочного дозревания семян. Для этого определенное количество семян местного происхождения проращивалось в чашках Петри на фильтровальной бумаге в условиях комнатной температуры (18—23°), в темноте. У каждого вида был свой первый срок проращивания, приуроченный к созреванию семян. Последующие же сроки мы приурочили к одинаковым календарным датам — 27 сентября и 30 декабря 1956 г. и 28 марта 1957 г. Процент семян, проросших за 27 месяцев опыта, приведен в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что всхожесть семян у разных видов была крайне различна и в значительной степени зависела от срока посева. В соответствии с особенностями прорастания все испытанные виды были объединены в 3 группы. У видов I группы прорастания вообще не было, у видов II группы прорастали лишь единичные семена, а у III количество проросших семян достигало довольно значительной величины; при этом у одних видов III группы (*Bellevalia sarmatica*, *Scilla sibirica*, *Allium ursinum*) количество проросших семян по мере задержки срока посева снижалось, у других (*Tulipa schrenkii*, *T. gesneriana*) в осенне-зимний период повышалось, а при весеннем посеве падало до нуля и, наконец, у третьих (*Bryonia alba*), в пределах испытанных нами сроков, оставалось на высоком уровне.

Учитывая рекогносцировочный характер данного опыта, воздержимся от окончательных заключений и ограничимся лишь предположением, что полученные результаты

ТАБЛИЦА 1

Всхожесть семян в зависимости от срока посева (в %)

Группа	Вид	Количество проращиваемых семян	Процент семян, проросших при посеве			
			после уборки[1]	27 IX 1956	30 XII 1956	28 III 1957
I	*Smyrnium perfoliatum* Boiss. Смирния пронзеннолистная.	50	—	0	0	0
	Corydalis marschalliana (Pall.) Pers. Хохлатка Маршалла.	20	0	0	0	0
II	*Colchicum umbrosum* Stev. Безвременник теневой.	50	0	2	0	—
	Eremurus robustus Rgl. Эремурус мощный.	50	2	0	0	—
	Muscari racemosum (L.) Mill. Мышиный гиацинт кистевидный.	100	7	1	4	1
III	*Bellevalia sarmatica* (Pall.) Woron. Белльвалия сарматская.	20	40	5	25	10
	Scilla sibirica Anders. Пролеска сибирская.	20	85	40	40	0
	Allium ursinum L. Лук медвежий.	20	85	60	40	0
	Tulipa schrenkii Rgl. Тюльпан Шренка.	20	0	30	80	0
	Tulipa gesneriana L. (cult.).	20	—	65	80	0
	Bryonia alba L. Переступень белый.	50	—	94	100	92

определяются рядом факторов и, в частности, неспособностью некоторых видов прорастать при данных условиях (виды I и II группы), потерей всхожести или вступлением во вторичный покой при хранении (пролеска, черемша, тюльпаны) и наличием периода послеуборочного дозревания (тюльпаны).

С другой стороны, нас интересовал вопрос о ходе прорастания семян тех же видов в лабораторных условиях. Для выяснения этого вопроса был проведен специальный опыт, продолжавшийся почти 5 лет. Так же как и в первом опыте, семена были помещены в чашки Петри на влажную фильтрованную бумагу и находились в таком состоянии до тех пор, пока последнее семя каждого образца либо прорастало, либо загнивало. Учет количества проросших и загнивших зерен производился ежемесячно в течение 56 месяцев. Оставшиеся жизнеспособные зерна периодически переносились на новую подстилку. Результаты проведенных анализов представлены в табл. 2 и 3.

В табл. 2 дополнительно включены суммарные величины всхожести семян тех же видов, высеянных в грунт после созревания и прораставших в естественных условиях в течение осенне-зимнего периода 1958/59 г.

Из табл. 2 и 3 видно, что в условиях комнатной температуры прорастание семян испытанных видов продолжалось весьма долго. Лишь у тюльпанов оно закончилось в течение 5—8 месяцев, у *Bryonia alba* продолжалось до года, а у других видов и того больше. Так, у белльвалии отдельные семена проросли спустя 2.5 года, а у мышиного гиацинта даже почти через 3 года после начала опыта. У этих же и ряда других видов некоторые, а иногда даже многие семена, сохраняли жизнеспособность в течение 3—4.5 лет, лишь постепенно загнивая.

Существует ясно выраженная отрицательная корреляция между окончательной всхожестью семян и длительностью периода их прорастания.

У видов I группы семена в лабораторных условиях вообще не прорастали, но их загнивание продолжалось до 4.5 лет. У видов II группы в течение первых 2 лет прорастали и загнивали единичные семена, а позже загнивание усилилось и продолжалось до 4 лет. У большинства видов III группы как прорастание, так и загнивание семян происходило более дружно, в течение 1—2 лет.

Указанные особенности прорастания семян в лабораторных условиях в целом не отражают их способности к прорастанию в естественной обстановке, которая у всех испытанных видов (кроме хохлатки маршалловой) была достаточно высокой и во всяком случае более высокой, чем при проращивании в лаборатории.

---

[1] Сбор и первое проращивание семян проведены в следующие сроки: 27 V — хохлатка и пролеска, 20 VI — безвременник; 27 VI — мышиный гиацинт, 15 VII — белльвалия и лук медвежий; 19 VII — эремурус и тюльпаны; 27 IX — смирния и переступень.

ТАБЛИЦА 2

Динамика прорастания семян в комнатных условиях

Группа	Вид	Количество семян (штук)	Процент проросших семян в течение следующего количества месяцев																Всхожесть семян в естественных условиях (%)
			1—4	5—8	9—12	13—16	17—20	21—24	25—28	29—32	33—36	37—40	41—44	45—48	49—52	53—56	всего проросло	осталось не проросших	
I	*Smyrnium perfoliatum* . .	200	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.5	67
I	*Corydalis marschalliana*	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	—	—	—	—	—	—	—	0.0	0.0	16
II	*Colchicum umbrosum* . . .	250	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	11.0	—
II	*Eremurus robustus*	200	0.0	0.5	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	—	—	—	1.0	0.0	—
II	*Muscari racemosum* . . .	500	0.0	0.0	0.0	1.2	1.0	1.2	0.8	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	—	—	4.4	0.0	94
III	*Bellevalia sarmatica* . . .	80	0.0	0.0	3.7	1.2	6.3	6.3	0.0	2.5	0.0	0.0	0.0	—	—	—	20.0	0.0	91
	Scilla sibirica	100	9.0	24.0	2.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	—	—	—	—	—	36.0	0.0	94
	Allium ursinum	100	12.0	4.0	9.0	8.0	6.0	0.0	—	—	—	—	—	—	—	—	39.0	0.0	56
	Tulipa schrenkii	100	30.0	7.0	0.0	0.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37.0	0.0	75
	T. gesneriana	50	33.8	17.5	0.0	0.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51.3	0.0	—
	T. biebersteinii	50	0.0	84.0	0.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	84.0	0.0	98
	Bryonia alba	200	21.5	57.5	22.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	96.5	0.0	—

ТАБЛИЦА 3

Динамика загнивания семян, проращиваемых в комнатных условиях

Группа	Вид	Количество семян (штук)	Процент загнивших семян в течение следующего количества месяцев														Всего загнивших семян (%)
			1—4	5—8	9—12	13—16	17—20	21—24	25—28	29—32	33—36	37—40	41—44	45—48	49—52	53—56	
I	*Smyrnium perfoliatum*	200	7.0	8.5	10.5	11.5	17.8	17.5	10.7	8.0	1.5	2.0	0.5	0.0	0.0	0.0	95.5
	Corydalis marschalliana	100	36.0	35.0	14.0	6.0	2.0	5.0	2.0	—	—	—	—	—	—	—	100.0
II	*Colchicum umbrosum*	250	6.5	3.5	1.0	1.0	7.5	3.5	7.0	6.0	9.5	21.0	8.0	2.8	7.2	3.5	88.0
	Eremurus robustus	200	3.5	1.4	1.4	5.4	24.4	15.2	19.8	14.4	3.5	9.0	1.0	—	—	—	99.0
	Muscari racemosum	500	2.0	0.4	2.0	6.8	24.8	13.2	22.8	9.6	4.2	3.2	6.0	0.6	—	—	95.6
III	*Bellevalia sarmatica*	80	6.3	2.5	5.0	3.8	19.4	16.1	21.3	3.0	0.5	0.8	1.3	—	—	—	80.0
	Scilla sibirica	100	18.0	18.0	9.0	7.0	4.0	4.5	2.5	0.0	1.0	—	—	—	—	—	64.0
	Allium ursinum	100	31.0	20.0	5.0	3.0	1.0	1.0	—	—	—	—	—	—	—	—	61.0
	Tulipa schrenkii	100	27.0	18.0	11.0	7.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	63.0
	T. gesneriana	50	13.7	20.0	15.0	0.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	48.7
	T. biebersteinii	50	6.0	10.0	0.0	0.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16.0
	Bryonia alba	200	2.5	0.5	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.5

Выводы

1. Прорастание семян испытанных дикорастущих видов растений в чашках Петри при комнатной температуре не отражает их способности давать всходы в естественных условиях и потому не может служить методом лабораторного контроля.

2. При проращивании в лабораторных условиях чем быстрее происходит прорастание семян, тем выше их окончательная всхожесть. Медленно прорастающие семена, хотя и сохраняют свою жизнеспособность в течение многих месяцев и даже лет, тем не менее дают очень небольшой процент всхожести.

3. Способность семян ряда видов (особенно *Smyrnium perfoliatum*, *Colchicum umbrosum* и *Muscari racemosum*) сохранять свою всхожесть в набухшем состоянии при комнатной температуре в течение ряда лет представляет весьма интересное биологическое свойство и заслуживает специального исследования.

Литература

Бочанцева З. П. (1951). К вопросу о прорастании семян тюльпанов. Тр. Бот. сада АН УзССР, 2. — Каменский К. В. (1931). Сельскохозяйственное семеноведение. — Корсмо Э. (1933). Сорные растения современного земледелия. — Котт С. А. (1955). Сорные растения и меры борьбы с ними. — Мальцев А. И. (1931). Сорно-полевая растительность и меры борьбы с нею. — Проскоряков Е. И. (1952). Приспособления прорастающих семян растений Средне-Азиатской флоры. Диссерт. Бот. инст., Самарканд.

Ставропольский
ботанический сад,
г. Ставрополь.

(Получено 8 V 1965).

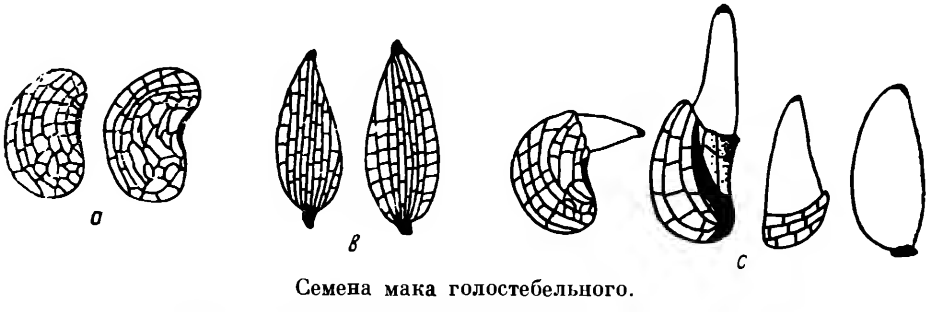
УДК 581.48 : 616—007 : 582.682

Л. М. Кузьмина

АНОМАЛЬНЫЕ ФОРМЫ СЕМЯН МАКА *Papaver nudicaule* L.

С 1 рисунком

В 1960 г. среди обычных семян мака голостебельного (см. рисунок, *a*), собранных с растений, выращенных в Полярно-альпийском ботаническом саду (г. Кировск Мурманской области), были обнаружены семена неправильно веретенообразной формы (см. рисунок, *b*) и семена, проросшие в коробочках (см. рисунок, *c*).[1]



Семена мака голостебельного.

a — семена обычной формы, *b* — веретенообразные, *c* — прорастающие.

Обычные семена мака голостебельного имеют неправильно почковидную форму, в очертании несколько напоминающую запятую. Семенной рубчик и микропиле у них расположены рядом, на вогнутой брюшной стороне. У семян неправильно веретенообразной формы рубчик и микропиле раздвинуты к противоположным концам семени, при этом рубчик к утолщенному, а микропиле к более тонкому его концу. Семенная кожура у этих семян внешне ничем не отличается от обычных. Окраска, как и у обычных семян, варьирует от желтой до темно-коричневой, в зависимости от их выполненности. Данные, полученные при посеве семян в теплице в посевные ящики (табл. 1) и при лабораторном проращивании в чашках Петри (табл. 2), го-

---

[1] Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата Аббе при увеличении в 32 раза (микроскоп МБС-1).

ТАБЛИЦА 1

Всхожесть семян мака *Papaver nudicaule* при посеве в теплице в посевные ящики

Форма и характер семян	Год урожая семян	Посев		Всходы			
		дата	количество семян	единичные	массовые	всего	
						абсолютное количество	процент
Веретенообразные	1960	6 IV 1961	58	На 11-й день — 16 IV	На 18-й день — 23 IV	51	88
Проросшие в коробочках	1960	6 IV 1961	37	То же	То же	23	62
Обычные	1960	6 IV 1961	30	» »	» »	24	80
Веретенообразные	1962	22 IV 1962	16	На 8-й день — 29 IV	На 12-й день — 3 V	14	87.5
Контроль	1962	22 IV 1962	100	То же	То же	55	55

ТАБЛИЦА 2

Данные проращивания семян мака *Papaver nudicaule* в чашках Петри

Форма и характер семян	Год урожая семян	Посев		Всходы			
		дата	количество семян	единичные	массовые	абсолютное количество	процент
Веретенообразные	1961	18 IV 1963	10	На 3-й день — 20 IV	На 7-й день — 24 IV	7	70
Проросшие в коробочках	1961	18 IV 1963	5	—	—	—	—
Обычные	1961	18 IV 1963	20	На 2-й день — 19 IV	На 6-й день — 23 IV	20	100
Веретенообразные	1962	18 IV 1963	4	То же	На 5-й день — 22 IV	3	75
Проросшие	1962	18 IV 1963	6	» »	То же	2	33
Обычные	1962	18 IV 1963	20	На 5-й день — 22 IV	—	2	10

ворят о том, что веретенообразные семена имеют повышенную всхожесть, а проросшие в коробочках — несколько более низкую. И те и другие обладают довольно высокой всхожестью. Растения, выросшие из веретенообразных и проросших в коробочках семян, внешне ничем не отличаются от растений из семян обычной формы.

Чтобы выявить причины отклонений в форме семян у мака голостебельного, было исследовано более 100 цветков на разных этапах их развития, начиная от мелких зеленых бутонов вплоть до семян в фазе восковой и полной спелости.

В результате проведенного исследования обнаружено, что у мака голостебельного в условиях нашего Сада семяпочки бывают в нормальном и аномальном положении. Наряду с семяпочками, занимающими нормальное положение, характерное для данного вида, встречаются прямые семяпочки. По нашим наблюдениям, семена веретенообразной формы, в отличие от обычных, развиваются из прямых семяпочек. Веретенообразные семена встречаются не во всех коробочках и, как правило, в небольших количествах, от 2 до 10 штук, т. е. в пределах десятых долей процента от числа обычных семян.

Прорастающие семена мака голостебельного обнаружены в коробочках в фазе молочной спелости. Проросшие семена, так же как и веретенообразные, встречаются далеко не во всех коробочках. В различных коробочках приходилось наблюдать прорастание разного числа семян — от нескольких штук до почти 100%.

Аномальные формы семян встречаются ежегодно, независимо от погодных условий. По-видимому, такие аномальные формы семян есть одно из проявлений изменчивости растений этого вида под влиянием специфических местных условий.

Другие формы изменчивости генеративных органов, главным образом андроцея, у мака голостебельного, а также у мака горного *Papaver oreophilum* Rupr. в условиях нашего Сада были подробно описаны в 1957 г. Л. А. Шавровым.

Полярно-альпийский ботанический сад
Кольского филиала им. С. М. Кирова
Академии наук СССР, г. Кировск.

(Получено 4 XI 1963).

УДК 581.331.2 : 582.734.5

Н. И. Демченко

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ СЕМ. *NEURADACEAE*

С 2 таблицами рисунков

Занимаясь изучением морфологии пыльцы *Rosaceae*, мы обратили внимание на исключительное своеобразие пыльцевых зерен родов *Neurada* L. и *Grielum* L. Длительное время эти своеобразные роды занимали неясное систематическое положение. Систематики неоднократно пересматривали их связи, сближая с различными семействами покрытосемянных. Так, например, А. Л. Жюссье (Jussieu, 1789 г., 1790) и Свит (Sweet, 1822 г., 1826 г.) помещали род *Grielum* L. в сем. *Geraniaceae*, а род *Neurada* L. в сем. *Rosaceae*. Близкой точки зрения придерживался и Байон (Baillon, 1874 г.), считая группу *Neuradoideae* родственной *Geraniaceae*.

Декандоль (DeCandolle, 1825) впервые объединил оба рода в одну трибу *Neuradoideae* и поместил ее в сем. *Rosaceae*. К этому же семейству относили эту группу растений А. Жюссье (Jussieu, 1848); Бентам и Гукер (Bentham et Hooker, 1862—1867); Фоке (Focke, 1888 г.); Мурбек (Murbeck, 1916) и многие другие исследователи. Агард (Agardh, 1858) и Галлир (Hallier, 1908, 1912 г.) отмечали сходство *Neuradaceae* с *Malvaceae*, однако они сомневались в целесообразности этого сближения. Некоторые исследователи (Schulze-Menz, 1964) в семейство *Neuradaceae* помещают род *Neuradopsis* Bremek et Oberm. (=*Neurada austro-africana* Schinz). В настоящее время *Neuradaceae* выделяется в самостоятельное семейство (Bonne, 1928 г.; Тахтаджян, 1954; Dostal, 1957; Huber, 1961 г.; Buchheim, 1963; Schulze-Menz, 1964).

Задачей настоящей работы является применение палинологического метода для выяснения филогенетической связи этого семейства с другими семействами покрытосемянных.

О пыльце сем. *Neuradaceae* имеются некоторые сведения в работах Эрдтмана (Erdtman, 1952 г.) и Ван Кампо (Van Campo, 1959 г.). Ван Кампо описала пыльцевые зерна монотипного рода *Neurada* L., тогда как Эрдтман исследовал зерна двух видов, принадлежащих к роду *Grielum* L. Изучение пыльцевых зерен растений сем. *Neuradaceae* показало, что они относятся к уникальному среди покрытосемянных трехщелевому шестипоровому типу, который встречается только у родов этого семейства (табл. I). Исключительное своеобразие этих пыльцевых зерен выражается в наличии двух типов апертур, связанных с внешней и внутренней оболочками. Внешние апертуры — трехлучевые щели, расположенные на дистальном и проксимальном полюсах пыльцевого зерна. Щель разрезает сэкзину тремя лучами, которые расходятся радиально под углом в 120° (табл. II, *1a*).

К внутренним апертурам относится 6 пор, расположенных попарно в нэкзине. Каждая пора располагается под одним из лучей щели. Иногда встречаются пыльцевые зерна рода *Neurada* L., которые имеют 8 пор. Тогда 4-я пара располагается между лучами щели.

Для пыльцевых зерен Неурадовых характерно и особое строение экзины. Экзина состоит из обособленных друг от друга слоев нэкзины и сэкзины. Это позволяет выяснить окрашивание разных слоев экзины основным фуксином. Сэкзина интенсивно окрашивается основным фуксином, а обособленная нэкзина, которая может быть изолирована от сэкзины, не окрашивается. Нижняя нэкзина — прозрачная бесцветная пленка, хорошо заметная там, где она выстилает дно пор. Верхняя нэкзина по своему топографическому положению соответствует мэкзине Л. А. Куприяновой (1956).

Интересно, что при ацетолизе этот слой обгорает и буреет при этом сильнее, чем сэкзина, но в отличие от мэкзины он не окрашивается основным фуксином. Этот слой хорошо заметен между расходящимися краями щели, а также образует вокруг пор кольцевые утолщения.

Таким образом, наличие двух слоев, не окрашиваемых основным фуксином и нерастворимых в щелочах и кислотах, описывается здесь впервые и ранее не было отмечено у пыльцы покрытосемянных.

Разумеется, установление нами особого слоя нэкзины можно считать предварительным до тех пор, пока результаты исследований не будут подтверждены электронномикроскопическими данными.

Также характерным признаком семейства является наличие сетчато-звездчатой скульптуры (табл. II, *1д*), причем диаметр ячей и число пластинок, составляющих ячею, могут рассматриваться как видовые признаки.

Но наиболее существенной особенностью пыльцевых зерен *Neuradaceae* нужно считать обособленность слоев экзины (табл. I).

Род *Grielum* L.

Род *Grielum* L. составлен шестью видами — *G. humifusum* Thunb., *G. tenuifolium* L., *G. flagelliforme* E. Mey., *G. obtusifolium* E. Mey., *G. grandiflorum* Drueb., *G. cuneifolium* Schinz. Это небольшие травянистые растения с ограниченным ареалом, встречающиеся только в некоторых районах Южной Африки (от Хюманздорской провинции до западных и северо-западных районов Капской провинции, в Намакваленде и на песчаных равнинах близ Мильнертона, к северо-востоку от Кейптауна (Phillips, 1951; Riley, 1963).

Grielum humifusum Thunb.

Табл. 1, *1—5*, табл. II

Пыльцевые зерна трехщелевые, шестипоровые, сплюснутые, в очертании с полюса округлотреугольные, с экватора эллиптические; полярная ось 15.6—21.6 μ, экваториальный диаметр 26.4—30.0 μ. Трехщелевые апертуры с лучами, достигающими экватора, концы лучей тонко оттянуто-заостренные. Каждая пора располагается под одним из лучей щели, диаметр порового отверстия 3.6 μ.

Экзина 1.7 μ толщины; обособление нэкзинных слоев от сэкзины хорошо выражено. Нэкзина образует кольцевые утолщения вокруг пор (табл. II, *1в*). Сэкзина состоит из тонкого подстилающего слоя, палочковидных столбиков и супратегиллума со своеобразными куполовидными выростами (табл. II, *1г*); диаметр выроста 7.2—8.4 μ, высота 3.6—4.8 μ. Скульптура сетчато-звездчатая, диаметр округлых ячей 1.7 μ, стенки ячей составлены из 6 ромбовидных пластинок.

Распространение. На песчаных почвах вблизи бухты Сальдания; на возвы-

Морфологические особенности пыльцевых зерен рода *Grielum* L.

Виды	Исследованный образец	Экваториальный диаметр (в μ)	Полярная ось (в μ)	Строение экзины			Размер ячей сетки (в μ)	Количество пластин, образующих ячею
				толщина сэкзины (в μ)	толщина столбиковидного слоя (в μ)	толщина нижележащих слоев (в μ)		
G. humifusum Thunb.	Cap. prov. № 456 Ecklon, 1856	26.4—30.0	15.6—21.6	1.75	1	0.75	1.7	6
G. tenuifolium L.	Cap. prov. № 455 Ecklon, 1856	36—44	31—36	3.5	2.25—2.5	1—1.25	2.5	5—6
G. flagelliforme E. Mey.	Cap. prov. № 165 Zeyher, 1856	26.4—28.8	18	1.25	1	0.25	1.5	6—8
G. obtusifolium E. Mey.	Ovange № 9 I. Itsingrover, 1886	28.8—30.0	18	1.50	1	0.50	1.5	6—8

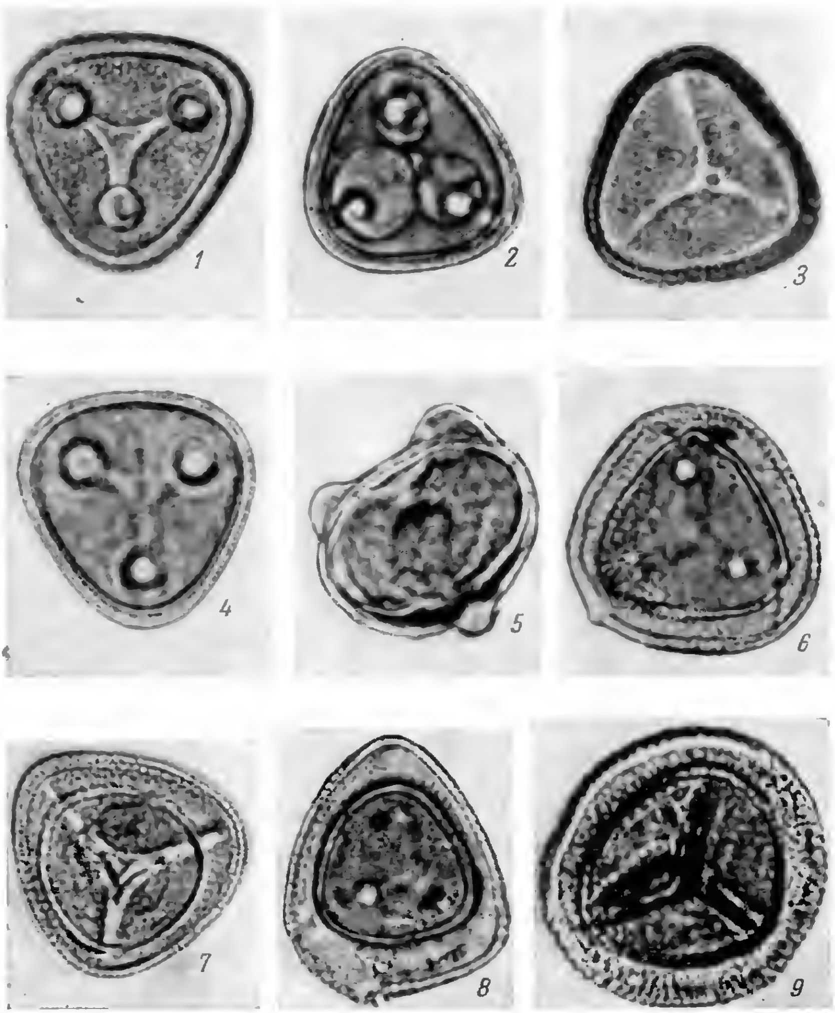


ТАБЛИЦА I

Микрофотографии пыльцевых зерен *Neuradaceae*. (Увел. 1000).
1—5 — Grielum humifusum Thunb.; *6 — G. obtusifolium* E. Mey.; *7 — G. flagelliforme* E. Mey.; *8— Neurada procumbens* L.; *9 — Grielum tenuifolium* L.

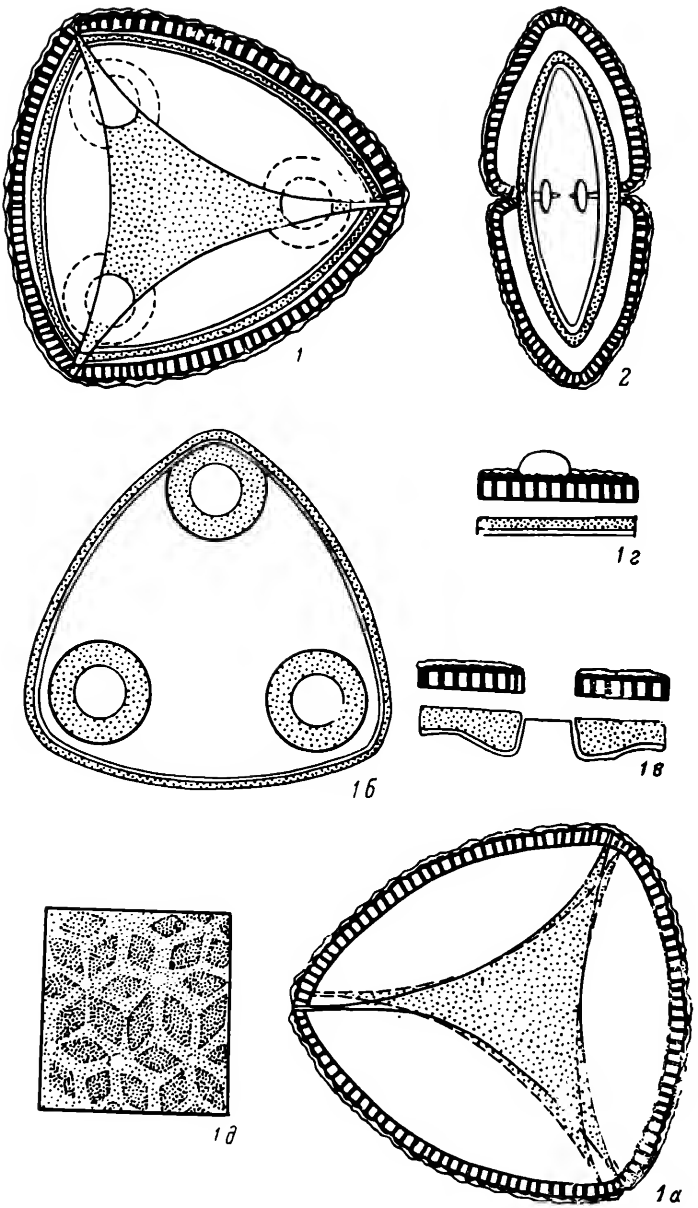


ТАБЛИЦА II.

Схематическое изображение трехщелевого-шестипорового пыльцевого зерна *Grielum humifusum* Thunb. (Увел. 2000). *1* — полярное положение; *2* — экваториальное положение; *1а* — наружная оболочка пыльцевого зерна с биполярно-трехщелевыми апертурами; *1б* — внутренняя оболочка пыльцевого зерна с тремя парами пор, расположенных на дистальной и проксимальной полусферах; *1в* — оптический разрез кольцеобразного утолщения верхней нэкзины вокруг поры; *1г* — оптический разрез экзины: 2 слоя нэкзины и колюмеллярной сэкзины с куполообразным супратегиллярным образованием; *1д* — сетчато-звездчатая скульптура экзины.

шенных местах в пустыне Карру, в районе Бофорта; в горах Олифантс ривер; между Каузом, Натвутом и Дорн порт.

Исследованный образец. In arenosis prope «Saldanha bay» (Cap.), tum. in deserto «Karro apud Beaufort». N 456, Ecklon, 1856.

Примечание. Пыльцевые зерна различных видов рода *Grielum* L. сходны между собой. Куполообразные выросты у пыльцы остальных видов *Grielum* L. слабее выражены, чем у *G. humifusum.*

Сравнительные данные о морфологии пыльцы видов *Grielum* L. приведены в таблице.

Как видно из таблицы, пыльцевые зерна *G. humifusum* Thunb. и *G. tenuifolium* L. резко отличаются, а пыльца *G. flagelliforme* E. Mey. и *G. obtusifolium* E. Mey. очень сходна. Интересно отметить, что при сравнении растений по внешним морфологическим признакам можно легко отличить *G. humifusum* Thunb. от *G. tenuifolium* L., в то время как виды *G. obtusifolium* E. Mey. и *G. flagelliforme* E. Mey. очень сходны между собой.

Neurada procumbens L.

Табл. I, *8*

Единственный представитель монотипного рода, небольшое травянистое растение, внешне очень похожее на *Grielum* L., распространено в Северной Африке, на Аравийском полуострове, в Персии и Индии (Riley, 1963).

Пыльцевые зерна трехщелевые, шести-, иногда восьмипоровые, сплюснутые, в очертании с полюса округлотреугольные, с экватора эллиптические; полярная ось 21.6—22.8 μ, экваториальный диаметр 28.6—28.8 μ. Трехщелевые апертуры с лучами, достигающими экватора. Каждая пара пор располагается под одним из лучей щели, иногда 4-я пара располагается между лучами щели, диаметр порового отверстия 2.4—3.6 μ.

Экзина 1.5 μ толщины; обособление нэкзиновых слоев от сэкзины хорошо выражено. Сэкзина состоит из тонкого подстилающего слоя, палочковидных столбиков и супратегиллума с небольшими куполообразными выростами; диаметр основания выростов 2.4 μ, высота 1.5 μ. Скульптура сетчато-звездчатая, диаметр ячей 1.7 μ. Стенки ячей составлены из 6 ромбовидных пластинок.

Исследованный образец. Египет, Аравийская пустыня, 7 V 1962, В. Бочанцев.

Основные выводы

1. Пыльцевые зерна родов *Grielum* L. и *Neurada* L. составляют одну своеобразную группу, отличную от зерен всех представителей *Rosaceae.* Таким образом, данные морфологии пыльцы подтверждают правильность выделения этих родов в особое семейство *Neuradaceae*, как это и было сделано раньше.
2. Для выявления первичных типов пыльцы и выяснения эволюционных превращений их в разных группах покрытосемянных растений тип пыльцы Неурадовых представляет особый интерес. Биполярно-трехщелевые, шестипоровые зерна Неурадовых можно считать морфологически близкими трехбороздно-шестипоровым пыльцевым зернам, встречающимся у пыльцы некоторых представителей *Euphorbiaceae*, *Olacaceae*, *Myoporaceae*, *Scrophulariaceae*, *Leguminosae* (*Sindora*) и некоторых других.
3. Характерная сетчато-звездчатая скульптура, представленная у зерен *Neuradaceae*, встречается также у пыльцевых зерен *Euphorbiaceae*, *Cistaceae*, *Thymelaeaceae*, *Buxaceae*, *Nyctaginaceae*, *Geraniaceae* и некоторых других.

Установление родственных связей сем. *Neuradaceae* с другими семействами на основании только палинологических данных затруднительно. Однако морфологические особенности пыльцы *Neuradaceae* обнаруживают черты сходства с пыльцой *Centrospermae* или семейств, родственных этой группе.

Для изучения пыльцы были использованы материалы гербария и палинологической коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Ценные сведения о распространении видов рода *Grielum* L. были получены нами от Галеэтци (dr. J. A. Galeaetzee) из университета Блоэмфонтейна, Южная Африка. Особую признательность и искреннюю благодарность выражаю Л. А. Куприяновой за постоянное руководство работой и ценные указания по ходу ее выполнения.

Литература

Куприянова Л. А. (1940). О пыльце некоторых розоцветных. Сов. бот., сер. I, 7 : 87—94. — Куприянова Л. А. (1956). К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. Бот. журн., 8 : 1212—1216. — Тахтаджян А. Л. (1954). Происхождение покрытосемянных растений. — Agardh J. G. (1858). Theoria systematis plantarum: 288. — Bentham G. et J. D. Hooker. (1862—1867). Genera plantarum, 1. — Buchheim. (1963). Conspectus nominum familiorum Angiospermarum novarum vel veterum auctoribus recentioribus adoptarum. III : 1—13. — Campo M. (1959). Pollen et spores, 1 : 54. — DeCandolle A. P. (1825). Prodromus system. Natur, regni vegetabl. Pars, 11 : 543—549.— Dostal J. (1957). Botanicka Nomenklatura. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms, I. — Focke W. O. (1894). Engler und Prantl «Die naturlichen Pflanzenfamilien», III, 3 : 1—61. — Hallier H. (1908). Über *Juliania* eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula und die wahren Stammelternder der Kätzchenblütler : 85—87. — Jussieu A. L. (1790). Introductio in historian plantarum. — Jussieu A. (1848). Orbigny, Dictionnaire universel d'histoire naturelle, 11 : 207—210. — Murbeck S. (1916). Über die Organisation, Biologie und Verwandtshaftlichen Beziehungen der Neuradoideen. — Phillips E. P. (1951). The Genera of South African flowering plants. Bot. surv. of South. Africa memor., 25 : 378—379. — Riley H. (1963). Families of flowering plants of Southern Africa. — Schulze-Menz G. K. (1964). *Rosaceae.* In «Syllabus der Pflanzenfamilien», 12-е изд. — Takhtajan A. L. (1959). Die Evolution der Angiospermen.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Поступило 6 III 1965).

УДК 582.281+582.282+582.288 (477.41)

И. А. Дудка

ВОДНЫЕ ГИФОМИЦЕТЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ КИЕВСКОГО ПОЛЕСЬЯ

С 2 рисунками

Водные грибы представляют собой большую экологическую группу организмов, состав которой входят представители классов *Phycomycetes*, *Ascomycetes* и группы *Fungi imperfecti.* Они принимают активное участие в различных биологических процессах, протекающих в водоемах. Без учета их как компонентов биоценозов невозможно рационально вести рыбное хозяйство и использовать водные ресурсы для бытовых и технических нужд. Однако не все систематические группы водных грибов изучены в равной степени. На протяжении многих лет исследование флоры водных грибов было сосредоточено главным образом на изучении представителей класса *Phycomycetes.*

Первым исследователем, который обратил внимание на то, что в воде ручьев на погруженных в воду скелетизированных листьях различных древесных пород обильно развиваются конидиеносцы, несущие на верхушке оригинальной формы конидии, был английский миколог Инголд (Ingold, 1942). Начиная с 1942 г., он опубликовал значительное количество работ, посвященных водным гифомицетам пресноводных водоемов Англии, Ирландии, Швейцарии, Нигерии, Родезии, Канады и других стран. Работы Инголда послужили толчком для быстрого развития исследований этой группы грибов в различных районах земного шара.

В последние годы появилось большое число сообщений, посвященных изучению видового состава, морфологии, систематики и частично экологии и физиологии водных представителей порядка *Hyphales* (Ranzoni, 1953; Petersen, 1960, 1963; Tubaki, 1960; Bánhegyi, 1962; Nilsson, 1962a, 1962б; Suzuki a. Nimura, 1962; Marvanová u. Marvan, 1963; Slàdečkovà, 1963, и многие другие).

Общее количество видов водных гифомицетов, выявленных в пресноводных водоемах различных континентов, по данным Петерсена (Petersen, 1960), составляло 50 видов, которые относятся к 25 родам. В настоящее время, по нашим подсчетам, число гифомицетов, известных из пресноводных водоемов, составляет 68 видов, 1 разновидность и 1 форму, относящихся к 31 роду. В СССР до 1962 г. были известны только 2 вида водных гифомицетов — *Varicosporium aquaticum* Vischnevsk. и *Saprochaete ramosissima* Vischnevsk., обнаруженные в водоемах Ленинградской области (Вишневская, 1955).

Учитывая недостаточную изученность водных грибов гифомицетов, мы поставили своей задачей изучение видового состава этих грибов, их экологии и сезонной динамики развития в водоемах ускоренного стока; особое внимание было уделено водным представителем порядка *Hyphales.* В 1961—1963 гг. стационарные исследования были осуществлены в 8 ручьях южной части Киевского Полесья (Голосеевский, Феофаниевский, Совкинский и Святошинский ручьи, ручей на базе Киевского госуниверситета «Жуков хутор», ручей на территории Киевского зоопарка, Пущеводицкий ручей и родничок). Отбор проб погруженных в воду скелетизированных листьев различных древесных пород производился ежемесячно, в 1961 г. с мая по ноябрь, а в 1962—1963 гг. — с июня 1962 г. по май (в ряде случаев по июнь) 1963 г., в постоянно установленных для этой цели пунктах на всех вышеуказанных ручьях.

Ручьи, в которых исследовали видовой состав, экологию и сезонную динамику водных гифомицетов, представляют собой небольшие водоемы ускоренного стока, питающиеся в основном за счет многочисленных источников. Берега большей части исследованных ручьев поросли густым лиственным, а некоторых — смешанным лесом из граба, дуба, клена, березы, сосны и других древесных и кустарниковых пород. На отдельных участках местами они довольно сильно заболочены и покрыты густым ольшанником. Во время осеннего листопада листья деревьев опадают прямо в воду ручьев, где листовые пластинки их под влиянием бактериальной флоры разлагаются, в результате чего остаются так называемые скелетизированные листья, представляющие собой наиболее благоприятный субстрат для развития водных гифомицетов. Большинство исследованных ручьев имеет нейтральную реакцию воды, т. е. pH их колеблется в пределах 6.5—7.1. Только в двух ручьях — Святошинском и Совкинском — активная реакция воды находится в пределах 6.0—6.5, а в летнее время иногда снижается до 4.8—5.6. Температурная стратификация воды в ручьях южной части Киевского Полесья не выражена в связи с незначительной глубиной их — самый глубокий ручей на базе Киевского госуниверситета в пос. «Жуков хутор» в периоды с наиболее благоприятным водным балансом имеет глубину, не доходящую до 30 см. Поэтому, а также благодаря постоянному перемешиванию воды, в исследованных ручьях наблюдается полная гомотермия. В 1961 г., когда наблюдения за развитием водных гифомицетов в ручьях проводились с апреля—мая по ноябрь, температура воды колебалась от 1 до 23.7°. В 1962—1963 гг., когда сбор материала и наблюдения проводились на протяжении 12—13 месяцев, с июня 1962 г. по май—июнь 1963 г., температура воды в ручьях колебалась от 0.5 до 24°. Максимальная температура воды была

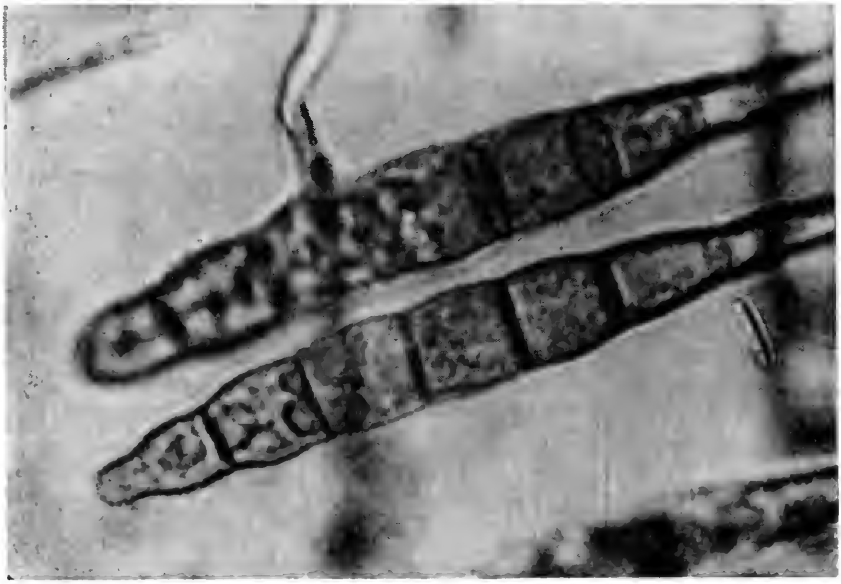


Рис. 1. Конидии *Camposporium aquaticum* Dudka.

в июле 1961 г. 23.7, в 1962 г. — 24°. Кислородный режим ручьев удовлетворительный: в 1961 г. содержание растворенного в воде кислорода колебалось от 6 до 13.5 мл/л, а в 1962—1963 гг. — от 3.66 до 14.27 мл/л (при этом следует отметить, что наиболее благоприятными условиями кислородного режима характеризуются Голосеевский, Феофаниевский, Пущеводицкий ручьи и ручей на базе КГУ в пос. «Жуков хутор», где абсолютное содержание растворенного в воде кислорода не опускалось за время исследования ниже 6.0 мл/л). Худшие условия кислородного режима отмечены в Совкинском и Святошинском ручьях, вода которых в месте отбора проб постоянно загрязняется различными органическими отходами и стоками, в результате чего наблюдается пониженное абсолютное содержание кислорода, от 3.66 до 7 мл/л.

В обследованных нами водоемах ускоренного стока обнаружено 17 видов водных гифомицетов, которые по родам распределяются следующим образом: *Alatospora* —1, *Anguillospora* — 1, *Articulospora* — 2, *Bacillispora* — 1, *Clavariopsis* — 1, *Camposporium* — 1, *Dimorphospora* — 1, *Heliscus* — 1, *Lemonniera* — 1, *Margaritispora*—1, *Monosporella* — 1, *Tetrachaetum* — 1, *Tetracladium* — 2, *Tricladium* — 1, *Triscelophorus* — 1.

Из выявленных нами видов водных гифомицетов один вид — *Camposporium aquaticum* Dudka, развивающийся на погруженных в воду скелетизированных листьях ольхи, тополя и клена, — является новым для науки. Для него характерны удлиненно-булавовидные, буровато-серые конидии с 6—7 поперечными перегородками и с перетяжками возле них, 92—126.5×12—14 μ (рис. 1.). По строению конидий описанный вид сходен с *Camposporium antennatum* Harkness, конидии которого были обнаружены в остатках тающего снега, а также в пене и пленке ручьев (Dixon, 1959; Ingold, 1959б; Tubaki, 1960). Главное отличие между этими двумя видами заключается в том, что у *C. antennatum* конидии имеют 2 длинных антенновидных выроста на верхушке, тогда как у конидий *C. aquaticum* они отсутствуют.

C. aquaticum принадлежит к числу немногочисленных темноокрашенных водных гифомицетов. Темноокрашенные конидии, кроме этого вида, обнаружены также у водных гифомицетов *Cesaresia sphagnorum* Fragoso и *Speiropsis irregularis* Petersen (Perrott, 1960; Petersen, 1963а, 1963б).

Остальные 16 видов водных гифомицетов, обнаруженных в ручьях в районе нашего исследования, также как и роды, к которым они относятся, являются новыми для микофлоры Советского Союза. Это: *Alatospora acuminata* Ing., *Anguillospora longissima* (Sacc. et Syd.) Ing., *Articulospora inflata* Ing., *A. tetracladia* Ing., *Bacillispora aquatica* S. Nilss., *Clavariopsis aquatica* de Wild., *Dimorphospora foliicola* Tubaki, *Heliscus aquaticus* Ing., *Lemonniera aquatica* de Wild., *Margaritispora aquatica* Ing., *Monosporella microaquatica* (Tubaki) Petersen, *Tetrachaetum elegans* Ing., *Tetracladium marchalianum* de Wild., *T. setigerum* (Grove) Ing., *Tricladium angulatum* Ing., *Triscelophorus monosporus* Ing.

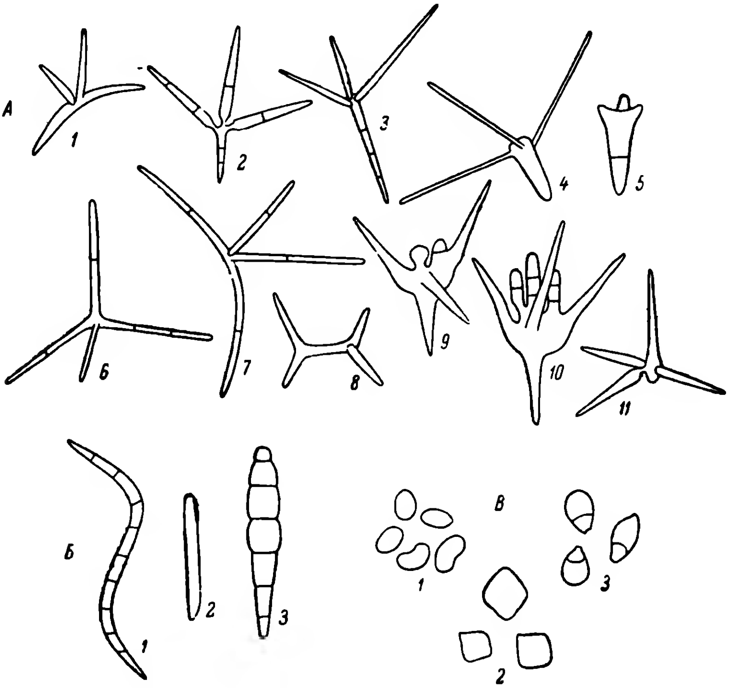


Рис. 2. Типы конидий водных гифомицетов.

А — конидии тетрарадиальные (четырехлучевые): *1* — *Alatospora acuminata* Ing., *2* — *Articulospora tetracladia* Ing., *3* — *A. inflata* Ing., *4* — *Clavariopsis aquatica* de Wild., *5* — *Heliscus aquaticus* Ing., *6* — *Lemonniera aquatica* de Wild., *7* — *Tetrachaetum elegans* Ing., *8* — *Tricladium angulatum* Ing., *9* — *Tetracladium marchalianum* de Wild., *10* — *T. setigerum* (Grove) Ing., *11* — *Triscelophorus monosporus* Ing.; *Б* — конидии удлиненные: *1* — *Anguillospora longissima* (Sacc. et Syd.) Ing., *2* — *Bacillispora aquatica* S. Nilss., *3* — *Camposporium aquaticum* Dudka; *В* — конидии шаровидные или овальные: *1* — *Dimorphospora foliicola* Tubaki, *2* — *Margaritispora aquatica* Ing., *3* — *Monosporella microaquatica* (Tubaki) Petersen.

Наиболее распространенными из выявленных нами видов водных гифомицетов являются *Anguillospora longissima* (Sacc. et Syd.) Ing., *Tetracladium marchalianum* de Wild. и *Tricladium angulatum* Ing. Эти виды встречаются в исследованных ручьях в довольно значительном количестве на протяжении всего года. К круглогодичным представителям могут быть отнесены также *Lemonniera aquatica* de Wild., *Clavariopsis aquatica* de Wild. и *Camposporium aquaticum* Dudka, которые не были выявлены в исследованных ручьях только на протяжении 2—3 летних месяцев.

Значительно реже встречаются такие виды, как *Margaritispora aquatica* Ing., *Articulospora tetracladia* Ing., *A. inflata* Ing., которые развиваются в ручьях весной и осенью, *Tetracladium setigerum* (Grove) Ing., *Monosporella microaquatica* (Tubaki) Petersen и некоторые другие, попадающиеся главным образом осенью (Дудка, 1962, 1963, 1964).

У водных гифомицетов имеются конидии различных форм: 1) шаровидные и овальные; 2) нитевидные, удлиненные (прямые или изогнутые); но наиболее характерными являются 3) четырехлучевые или тетрарадиальные. Анализ морфологического строения конидий показывает, что у выявленных нами видов водных гифомицетов преобладают конидии тетрарадиального типа. Конидии такого типа развиваются у представителей родов *Alatospora*, *Articulospora*, *Clavariopsis*, *Heliscus*, *Lemonniera*, *Tetrachaetum*, *Tetracladium*, *Tricladium* и *Triscelophorus*. Из 17 видов водных гифомицетов, обнаруженных в водоемах южной части Киевского Полесья, 11 видов имеют тетрарадиальные конидии, 3 — конидии удлиненные или нитевидные и 3 вида — шаровидные или овальные (рис. 2).

Изучение онтогенетического развития конидий тетрарадиального типа показывает, что способ их развития неодинаков у разных видов и, следовательно, такой тип строения конидий не является признаком филогенетической связи, а лишь представляет собой результат параллельной эволюции различных видов водных гифомицетов. По данным Инголда (Инголд, 1957, Ingold, 1959г, д), это положение подтверждается также тем, что аналогичное четырехлучевое строение имеют репродуктивные органы некоторых морских грибов, например *Orbimyces spectabilis* Barghooron et Linder и водорослей (*Sphacelaria fusca*). Несомненным является биологическое значение четырехлучевого типа конидий у водных гифомицетов при удерживании и закреплении их на субстрате (Webster, 1959).

Некоторые исследователи (Suzuki a. Nimura, 1962) пытаются установить приуроченность видов водных гифомицетов с различным строением конидий к определенным типам водоемов. Данные наших исследований свидетельствуют, что в текучих водоемах преобладают виды водных гифомицетов с тетрарадиальными конидиями. Сузуки и Нимура (Sukuki a. Nimura, 1962) считают, что водные гифомицеты с тетрарадиальными конидиями приурочены к стоячим водоемам, а виды с удлиненными конидиями — к водоемам текучим. Это их положение не только не совпадает с данными наших исследований и исследований других авторов (Ingold, 1942, 1954, 1959г, д; Ranzoni, 1953), но противоречит даже тому фактическому материалу, который Сузуки и Нимура приводят в таблице основных видов, обнаруженных ими в текучих и стоячих водоемах. Согласно данным этой таблицы, из 5 видов водных гифомицетов, преобладавших в текучих водоемах, у 4 видов — *Alatospora acuminata* Ing., *Campylospora chaetocladia* Ranz., *Clavariopsis aquatica* de Wild., *Tetracladium marchalianum* de Wild. — конидии тетрарадиальные и только у 1 вида — *Flagellospora penicillioides* Ing. — они действительно удлиненные.

Определенный интерес представляет также вопрос о приуроченности водных гифомицетов к различным субстратам. Из литературных данных известно, что водные гифомицеты не специализированы по отношению к субстрату и развиваются на скелетизированных листьях различных древесных и кустарниковых пород, а также на погруженных в воду веточках деревьев, стеблях хвощей, чешуйках лука, бумаге и т. д. (Ranzoni, 1953). Установлено также, что водные гифомицеты хорошо развиваются на погруженных в воду пластинках древесины (Jones a. Oliver, 1964). В то же время в большинстве исследований, посвященных водным гифомицетам, отмечается, что чаще всего представители этой группы развиваются на погруженных в воду скелетизированных листьях ольхи, что подтверждается и нашими данными. Возможно, что преимущественное развитие разных видов водных гифомицетов на этом субстрате наблюдается в тех случаях, когда ольха является основной древесной породой, растущей вдоль заболоченных берегов ручьев.

Изучение экологии и сезонной динамики развития водных гифомицетов показало, что их развитие находится в определенной зависимости от температуры воды и степени ее аэрации. Выявлен ряд видов — *Anguillospora longissima* (Sacc. et Syd.) Ing., *Tetracladium marchalianum* de Wild., *Tricladium angulatum* Ing., *Camposporium aquaticum* Dudka, — развивающихся при значительных колебаниях температуры воды — от 0.5 до 24°, и ряд видов, в частности *Tetracladium setigerum* (Grove) Ing., *Monosporella microaquatica* (Tubaki) Petersen, развивающихся при меньших колебаниях температуры — от 0.8 до 12°.

В целом водные гифомицеты являются кислородолюбивыми организмами; загрязнение исследованных ручьев (Совкинского, Святошинского, Голосеевского) различными промышленными и бытовыми стоками, в частности нефтепродуктами, привело к сокращению их видового состава и уменьшению активности спорообразования. Эти явления, по-видимому, можно объяснить снижением количества растворенного в воде кислорода и токсичностью нефтепродуктов для некоторых грибов.

Сезонная периодичность в развитии водных гифомицетов обусловливается изменениями среды и в первую очередь температуры воды. В развитии этих грибов установлено 2 максимума: осенний (температура воды 0.8—12.5°) и весенний (0.5—16°) и резкий спад летом (22.5—24°).

Таковы полученные нами некоторые данные по видовому составу, экологии и сезонной динамике водных гифомицетов южной части Киевского Полесья.

Литература

Вишневская З. А. (1955). Виды водных грибов, не отмеченные ранее для Ленинградской области. Бот. матер. отд. спор. раст., X. — Дудка І. О. (1962). Нові для УРСР види водних гіфоміцетів. Укр. бот. журн., 1. — Дудка І. О. (1963). Матеріали до флори водних грибів УРСР. II. Водні гіфоміцети Київського Полісся. Укр. бот. журн., 4. — Дудка І. О. (1964). До екології та сезонної динаміки водних гіфоміцетів південної частини Київського Полісся. Укр. бот. журн., 5. — Инголд Ц. (1957). Пути и способы распространения грибов. — Anastasiou C. J. (1954). Some aquatic *Fungi Imperfecti* from Hawaii. Pacif. Sci., 18/2. — Bánhegyi J. (1962). Aquatic *Hyphomycetes* from Danube (Danubialia Hungarica, XVIII). Ann. Univ.

Sci. Budapest de Rolando Eötvös nom., sectio biol., 5. — Cowling S. W., J. S. Waid. (1963). Aquatic hyphomycetes in Australia. Austral. Journ. Sci., 26/4. — Dixon P. A. (1959). Stream spora in Ghana. Trans. British Mycol. Soc., 42/2. — Greathead S. K. (1961). Some aquatic hyphomycetes in South Africa. Journ. South Afric. Bot., 27/4. — Ingold C. T. (1942). Aquatic *Hyphomycetes* of decaying alder leaves. Trans. British Mycol. Soc., 25/4. — Ingold C. T. (1943a). Further observations on aquatic *Hyphomycetes* of decaying leaves. Trans. British Mycol. Soc., 24/3—4. — Ingold C. T. (1943б). *Triscelophorus monosporus* n. gen., n. sp., an aquatic *Hyphomycetes*. Trans. British Mycol. Soc., 26/3—4. — Ingold C. T. (1943в). On the distribution of aquatic *Hyphomycetes* saprophytic on submerged decaying leaves. New Phytol., 42/2. — Ingold C. T. (1944). Some new aquatic *Hyphomycetes*. Trans. British Mycol. Soc., 27/1—2. — Ingold C. T. (1945). The tetraradiate spores of certain aquatic *Hyphomycetes* and the propagules in species of *Sphacelaria*. Proc. Linn. Soc. Lond., 157. — Ingold C. T. (1949). Aquatic *Hyphomycetes* from Switzerland. Trans. British Mycol. Soc., 32/3—4. — Ingold C. T. (1952). *Actinospora megalospora* n. sp., an aquatic hyphomycete. Trans. British Mycol. Soc., 35/1. — Ingold C. T. (1954) Fungi and water. Trans. British Mycol. Soc., 37/2. — Ingold C. T. (1956). Stream spora in Nigeria. Trans. British Mycol. Soc., 39/1—2. — Ingold C. T. (1958a). Aquatic *Hyphomycetes* from Uganda and Rhodesia. Trans. British Mycol. Soc., 41/1. — Ingold C. T. (1958б). New aquatic *Hyphomycetes*: *Lemonniera brachycladia*, *Anguillospora crassa* and *Fluminispora ovalis*. Trans. British Mycol. Soc., 41/3. — Ingold C. T. (1959a). *Polycladium equiseti* gen. nov., sp. nov.: an aquatic hyphomycete on *Equisetum fluviatile*. Trans. British Mycol. Soc., 42/1. — Ingold C. T. (1959б). *Volucrispora aurantiaca* Haskins. Trans. British Mycol. Soc., 42/1. — Ingold C. T. (1959в). Aquatic spora of Omo Forest, Nigeria. Trans. British Mycol. Soc., 42/4. — Ingold C. T. (1959г). Fungi. Vistas in Botany. — Ingold C. T. (1959д). Submerged aquatic *Hyphomycetes*. Journ. Quek. Microscop. Club, ser. 4, 5/5. — Ingold C. T. (1960a). Aquatic *Hyphomycetes* from Canada. Canad. Journ. Bot., 38/5. — Ingold C. T. (1960б). Aquatic *Hyphomycetes* in Southern Rhodesia. Proc. and Trans. Rhodesia Sci. Assoc., 48. — Ingold C. T. (1961). Another aquatic spore type with clamp connections. Trans. British Mycol. Soc., 44/1. — Ingold C. T. (1964). A new species of *Ingoldia* from Britain. Trans. British Mycol. Soc., 47/1. — Jones E. B. G., A. C. Oliver. (1964). Occurrence of aquatic hyphomycetes on wood submerged in fresh and brackish water. Trans. British Mycol. Soc., 47/1. — Marvanová L. и P. Marvan. (1963). Několik hyfomycetů z tekoucivh vod Hrulého Jeseniku. Acta Mus. Siles., ser. A, XII. — Nilsson S. (1958). On some Swedish freshwater *Hyphomycetes*. Svensk Bot. Tidskr., 52/2. — Nilsson S. (1960). Aquatic hyphomycetes from Northern Spain. Svensk Bot. Tidskr., 54/4. — Nilsson S. (1962a). Second note on Swedish freshwater *Hyphomycetes*. Bot. Not., 115/1. — Nilsson S. (1962б). Some aquatic *Hyphomycetes* from South America. Svensk Bot. Tidskr., 56/2. — Nimura H., S. Suzuki. (1962). A list of the aquatic *Hyphomycetes* in Japan. Journ. Jap. Bot., 37/1. — Perrott P. E. (1960). *Ankistrocladium fuscum* gen. nov., sp. nov., an aquatic hyphomycete. Trans. British Mycol. Soc., 43/3. — Petersen R. H. (1960). *Culicidospora*, a new genus of aquatic, aleurosporous hyphomycetes. Bull. Torr. Bot. Club, 87/5. — Petersen R. H. (1962a). Aquatic *Hyphomycetes* from North America. I. *Aleuriosporae* (Part I) and key to the genera. Mycologia, 54/2. — Petersen R. H. (1962б). *Anguillospora filiformis* Greathead. Mycologia, 54/5. — Petersen R. H. (1962в). Spore formation in *Tricellula* van Bever. and *Volucrispora* Haskins. Bull. Torr. Bot. Club, 89/5. — Petersen R. H. (1963a). Aquatic *Hyphomycetes* from North America. II. *Aleuriosporae* (part II) and *Blastosporae*. Mycologia, 55/1. — Petersen R. H. (1963б). Aquatic *Hyphomycetes* from North America, III. *Phialosporae* and miscellaneous species. Mycologia, 55/5. — Ranzoni F. V. (1951). Nutrient requirements for two species of aquatic *Hyphomycetes*. Mycologia, 43/2. — Ranzoni F. V. (1953). The aquatic *Hyphomycetes* of California. Farlowia, 4/3. — Ranzoni F. V. (1956). The perfect stage of *Flagellospora penicillioides*. Amer. Journ. Bot., 43/1. — Sládečková A. (1963). Aquatic *Deuteromycetes* as indicators of starch campaign pollution. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 48/1. — Suzuki S., H. Nimura. (1960). The microbiological studies of the lakes of Volcano Bandai. II. Ecological study on aquatic *Hyphomycetes* in the Goshikinuma and Akanuma lake group. The Bot. Mag., Tokyo, 73/867. — Suzuki S., H. Nimura. (1961a). The aquatic *Hyphomycetes* in the lakes of volcano Shiga. Journ. Jap. Bot., 36/5. — Suzuki S., H. Nimura. (1961б). Relation between the distribution of aquatic hyphomycetes in Japanese lakes and lake types. The Bot. Mag., Tokyo, 74/842.— Suzuki S., H. Nimura. (1962). Ecological specificity of some aquatic hyphomycetes in Japan. Jap. Journ. Ecol., 12/5. — Thornton D. R. (1963). The physiology and nutrition of some aquatic *Hyphomycetes*. Journ. gen. Microbiol., 33/1. — Tubaki K. (1957). Studies on the Japanese *Hyphomycetes*. III. Aquatic group. Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo, 3. — Tubaki K. (1958). Studies on Japanese *Hyphomycetes*. V. Leaf and stem group with a discussion of the classification of *Hyphomycetes* and their perfect stages. Journ. Hatt. Bot. Lab., 20. — Tubaki K. (1960). On the Japanese aquatic *Hyphomycetes*. Scum and foam group, referring to the preliminary survey of the snow group. Nagoa, 7. — Webster J. (1959). Experiments with spores of aquatic *Hyphomycetes*. I. Sedimentation on smooth surface. Ann. Bot., 23/92.

Институт ботаники
Академии наук Украинской
ССР, Киев.

(Получено 21 VI 1965).

УДК 581.145 : 633.885

В. И. Конычева

О ЦВЕТЕНИИ ПОЛЫНЕЙ *ARTEMISIA TURANICA* KRASCH. И *A. DIFFUSA* KRASCH. EX POLJAK.

С 1 таблицей рисунков

Изучением эколого-биологических особенностей полыней из подрода *Seriphidium*, ценных в кормовом отношении, занимались многие исследователи (см. «Литература»); мы имеем представление о морфологии, побегообразовании, фенологическом цикле, строении и развитии надземной и подземной частей полыни.

Однако П. П. Поляков (1958), Л. П. Синьковский (1959) и другие считают, что в наших знаниях о биологии полыней есть много неясных и отчасти неверных представлений и объясняют это недостаточной точностью полевых наблюдений. Так, например, до сих пор неясно, что у полыни называется «бутоном», когда наступает «фаза бутонизации», что развивается в таком «бутоне» с мая по сентябрь месяцы. Неясен вопрос о времени и процессе цветения у этих растений.

По наблюдениям Полякова (1958), цветки подрода *Seriphidium* — самоопыляющиеся и клейстогамное цветение некоторых видов приурочено к концу июля и первой половине августа. Венчик во время цветения бывает закрыт. Впоследствии, когда начинает созревать плод, зубцы венчика отгибаются, а оставшаяся неиспользованной пыльца легко разлетается при сотрясении растений. Это состояние «пыления» обычно бывает в сентябре и, как пишет Поляков (1958), не имеет никакого отношения к фазе цветения.

Клейстогамное цветение Поляков (1961) рассматривает как диагностический признак при выделении группы *Seriphidium* в особый род (Бутков, 1962).

Л. И. Попова и Т. А. Проскурякова (1955) полагают, что «фаза бутонизации» у полыни начинается в июле и продолжается до конца августа, а в сентябре растения цветут; они не описывают подробно ход цветения, но указывают, что в это время бывает видна пыльца в корзинках.

Большую работу по изучению биологии полыней проводила в Карагандинской области З. Г. Беспалова (1961, 1964); ей принадлежит описание фаз развития нескольких видов полыней; уделяя особое внимание процессу цветения, она пришла к выводу, что для полыней подрода *Seriphidium* характерно открытое цветение.

Ряд исследователей осуществил изучение «бутонов» полыни. Е. А. Мокеева (1945) указывает, что так называемая «бутонизация» сводится лишь к развитию многочисленных листочков обертки будущих соцветий корзинок. Образование истинных цветков и процесс гаметогенеза начинается после осеннего пробуждения растений.

По наблюдениям В. А. Руми (1945, 1947), весной на вегетативных побегах закладываются корзинки, но образование цветков в них значительно запаздывает. В течение всего лета корзинки остаются как бы пустыми, так как имеют только листочки обертки. Развитие цветков у полыни начинается осенью. Она пишет, что в первых числах сентября в корзинках *Artemisia herba alba* Asso, *A. turanica* Krasch., *A. macrocephala* Jacq., *A. annua* L., *A. absinthium* L. закладываются молодые бугорки будущих цветков и только 6—7 октября происходит их массовое цветение. Руми дает описание развития зародышевых мешков у 5 видов полыней, а также выясняет причины их высокой стерильности.

Наша задача состояла в том, чтобы установить сроки начала образования цветочных бугорков в корзинках полыни, проследить за развитием цветков, выяснить степень их готовности к цветению в августе и сентябре, а также изучить биологию цветения и характер опыления.

Объектами исследования послужили *Artemisia turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Poljak., произрастающие под Ташкентом и на первом участке Кызылкумской пустынной станции, расположенной в Бухарской области у подножья гор Кульджуктау. Этот район характеризуется серо-бурой гипсоносной почвой, небольшим количеством атмосферных осадков, сухостью воздуха, сильными ветрами и высокими летними температурами (Момотов, 1961).

Фиксацию корзинок для эмбриологического исследования проводили в 1962 и 1963 гг. 18 мая, 6 июня, 15 и 30 июля, 10 и 30 августа, 13 и 26 сентября, а также 10 октября. Разновозрастные корзинки фиксировали в жидкости Карнуа, промывали спиртом и дальше обрабатывали по методике, широко применяемой в микроскопической технике. Микротомные срезы делали по 18 μ и окрашивали гематоксилином Эрлиха.

Для выяснения причин слабой семенной продуктивности полыни проводилось сравнительное изучение цветков в отдельных корзинках и таким образом определялось число нормально развитых и отмирающих пыльников и зародышевых мешков. Наряду с этим во время цветения изучалось качество зрелой пыльцы указанных полыней путем проращивания на искусственных средах и ацетокарминовым методом. Результаты наблюдений приводим в кратком изложении.

В конце апреля в пазухах листьев на генеративных веточках полыни начинают закладываться клубочки, внешне похожие на бутоны. Под бинокулярной лупой видно, что это многочисленные листочки обертки и на конусе нарастания нет никаких признаков формирования цветков. В таком же состоянии корзинки полыни находятся и в мае, происходит увеличение их размеров и возрастает число листочков обертки.

На продольных срезах корзинок *A. turanica* и *A. diffusa*, зафиксированных 6 июня, по-прежнему видны меристематические бугорки и зачатки молодых листочков обертки (см. таблицу, *1* и *2*). Только 15 июля в корзинках были обнаружены бугорки будущих цветков полыни (*3*, *4*). В начале и середине августа в каждой корзинке уже имелось от 3 до 5 цветочных бугорков, причем в некоторых можно было видеть зачатки органов цветка (*5*, *6* и *7*). 13 сентября в корзинках полыни находились почти сформированные цветки в количестве 3—11 у *A. turanica* и 3—9 у *A. diffusa*.

Так как образование цветочных бугорков в корзинках полыни идет не одновременно, то и цветки находятся на разных стадиях развития. На постоянных препаратах было видно, что 13 сентября пыльники одних цветков заполнены одноядерными пылинками, а в пыльниках других цветков еще видны тетрады микроспор.

В дальнейшем, от середины сентября и до конца этого месяца образовавшиеся микроспоры покрываются собственными оболочками, увеличиваются в размерах и в них идет деление ядра на вегетативное и генеративное, а также деление последнего на 2 спермия.

Зрелая пыльца полыни мелкая (15—23 μ). В связи со слабым плодоношением полыни мы определяли качество пыльцы и пригодность для опыления ацетокарминовым методом. Анализ показал, что пыльца выполнена на 98%. При обработке ацетокармином в ней четко видны вегетативное ядро и 2 спермия удлиненной формы.

Лучшим способом определения качества пыльцы является метод проращивания ее на искусственных средах. Однако попытка прорастить пыльцу полыни, собранную в день цветения, не удалась, хотя были испробованы среды, состоящие из 5, 10, 15, 20, 25, 30-процентной сахарозы на 1.5- и 2-процентном агар-агаре. По литературным данным, пыльцевые зерна сложноцветных трудно или совсем не прорастают на искусственных средах (Поддубная-Арнольди и др., 1934). Очевидно, поиск других вариантов сред для проращивания пыльцы полыни следует продолжить.

В зародышевых мешках полыни к 13 сентября находятся: яйцеклетка, 2 синергиды, 2 полярных ядра и в халазальном конце 3 клетки антипод. Антиподы полыни крупные, каждая с вакуолями и 1—3—5 ядрами, которые в свою очередь с 1—3 ядрышками. По нашим наблюдениям, антиподы у полыней сохраняются и тогда, когда начинает делиться вторичное ядро с образованием нескольких ядер эндосперма. Кроме семяпочек с почти готовыми к оплодотворению зародышевыми мешками, в материале, фиксированном 13 сентября, нам попадались 2- или 4-ядерные зародышевые мешки. Это еще раз подтверждает неодновременность развития цветков в корзинках полыни.

Наряду с картинами, характеризующими нормальное развитие зародышевых мешков в семяпочках и пыльцы в пыльниках, мы видели и отмирание генеративных элементов. Случаи дегенерации ядер наблюдались в некоторых 2- и 4-ядерных и зрелых зародышевых мешках, а пыльники иногда были заполнены темно-желтой массой отмершей пыльцы. Это свидетельствовало, что какая-то часть цветков в корзинках ко дню цветения будет стерильной.

Для того чтобы выяснить процентное соотношение нормально развитых и отмирающих зародышевых мешков, фиксировались отдельные корзинки, а затем готовились постоянные препараты каждого цветка отдельно. У *A. turanica* было просмотрено 20 корзинок, в них 160 цветков, из которых у 121 оказались нормально развитыми пыльца в пыльниках и зародышевые мешки в семяпочках. У *A. diffusa* просмотрено 22 корзинки, в них 113 цветков, из которых у 70 были нормально развиты и пыльца, и зародышевые мешки. В остальных цветках пыльники или завязи находились на различных этапах отмирания как мужской, так и женской генеративной сферы.

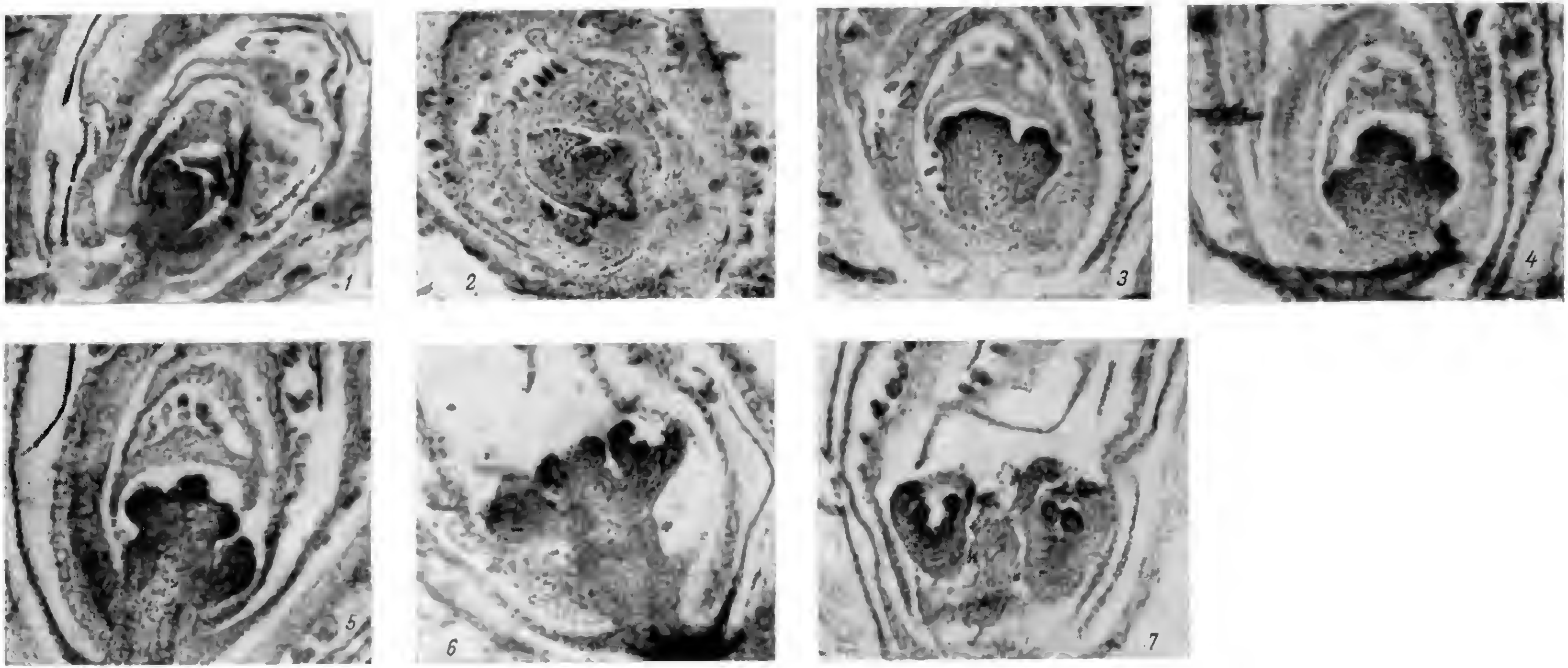
Кроме микроскопических исследований, осенью 1964 г. во время цветения полыни в пос. Орджоникидзе под Ташкентом у *A. turanica* было просмотрено 190 корзинок, в них 1506 цветков, из которых 819 внешне выглядели нормально развитыми (54%). У *A. diffusa* просмотрено 373 корзинки, в них 2124 цветка, нормально развитых оказалось 1059 (50%).

Следовательно, к концу сентября в корзинках *A. turanica* и *A. diffusa* развивалось более 50% нормальных, готовых к опылению цветков. Однако надо отметить, что в годы с неблагоприятными климатическими условиями процент стерильных цветков может быть бо́льшим (Руми, 1947).

Вышеприведенные данные по изучению состояния цветков в разные сроки развития корзинок показывают, что цветки изученных полыней в августе, а некоторые и в середине сентября к цветению не готовы. В Кызылкумах цветение полыни отмечено лишь в начале октября, а под Ташкентом — в конце сентября.

Наблюдения за цветением *A. turanica* и *A. diffusa* проводились на растениях, выращенных на опытных делянках на территории академгородка в пос. Орджоникидзе под Ташкентом из семян, собранных на первом участке Кызылкумской пустынной станции. Все цветки полыни были обоеполые и очень мелкие: длина цветка 2—2.5 мм. В корзинке первыми зацветают краевые цветки, затем срединные, но без определенной последовательности.

В самом начале цветения верхние края лепестков цветка бывают сомкнуты. Затем лепестки расходятся и из верхушки цветка показываются кончики тычинок, которые в скором времени лопаются и масса светло-желтой пыльцы заполняет собой верхнюю часть раскрывшегося цветка. В течение дня тычинки еще больше выдвигаются из цветка и пылят. В тихий солнечный день пыльцу в цветке можно наблюдать в течение нескольких часов, а при сильном ветре она выдувается довольно быстро. Если



Продольные разрезы разновозрастных корзинок *A. turanica* и *A. diffusa*.

1 — меристематический бугорок и молодой листочек обертки в корзинке *A. diffusa* (июнь); *2* — меристематический бугорок и молодые листочки обертки в корзинке *A. turanica* (июнь); *3* — образование цветочного бугорка в корзинке *A. diffusa* (в июле); *4* — цветочные бугорки в корзинке *A. diffusa* в конце июля; *5* — цветочные бугорки в корзинке *A. turanica* в августе; *6* — дифференциация элементов цветков у *A. diffusa* в августе; *7* — дифференциация элементов цветков у *A. turanica* в августе.

такой цветок с пыльцой осторожно отделить и развернуть под лупой, то внутри его будут видны короткий столбик и сближенные 2 лопасти рыльца. На них, хотя и попадает собственная пыльца, но не прорастает, так как рыльце в это время еще незрелое.

Готовность рыльца к восприятию пыльцы определялась по внешнему виду, размерам его лопастей и столбика. В цветке, в котором только что начали пылить тычинки, верхний край лопастей рыльца находится на уровне центральной части цветка. В просмотренных в йод-феноле рыльцах и столбиках этого возраста растущих пыльцевых трубок не обнаружено.

К концу первого дня или на второй день цветения происходит усиленный рост столбика, лопасти рыльца выносятся над венчиком цветка и широко раздвигаются. В это время рыльце упругое, блестящее благодаря появлению секрета. В таком состоянии, по нашим наблюдениям, цветок находится еще один день. Так как своя пыльца к этому времени вся высыпается, то цветок может быть опылен только пыльцой другого цветка.

В дальнейшем рыльце теряет жизнеспособность, что можно определить по его внешнему виду (теряется тургор, оно усыхает, но отваливается не всегда). Часто спустя много дней после опыления в развивающейся корзинке можно видеть высохшие лопасти рылец нескольких цветков.

Корзинка цветет 4—12 дней, в зависимости от количества в ней цветков. Так, зацветшие 25 сентября корзинки отцвели 4—5 октября.

Чтобы еще раз убедиться в том, что цветки полыни не способны к завязыванию от самоопыления, мы повторили опыт А. Я. Буткова (1962) с изоляцией корзинок. Отдельные цветки полыни нельзя было изолировать, поскольку в небольших корзинках развивается до 8—11 мелких цветков и изоляция одного из них обязательно приведет к повреждению и гибели других.

25 сентября корзинки, которые должны были скоро зацвести, но еще не цвели, осторожно изолировали пакетиками из папиросной бумаги. 10 ноября все изолированные корзинки были срезаны и тщательно просмотрены в лаборатории. У *A. turanica* было изолировано 127 корзинок, в них оказалось 1013 цветков, но не завязалось ни одного семени. У *A. diffusa* изолировались 58 корзинок, в которых 508 цветков, но созревших семян также не было.

Для того чтобы определить, не завязываются ли семена у полыни при опылении пыльцой с цветков других корзинок этого же растения, были изолированы 6 веток на 6 растениях. Число корзинок на ветках было 13, 16, 15, 31, 17, 45, а цветков в них соответственно 105, 158, 108, 214, 129 и 391. В ноябре в этих корзинках завязавшихся семян не было обнаружено. Аналогичные результаты были получены ранее в опытах А. Я. Буткова (1962).

При исследовании же корзинок, развивавшихся без изоляции, при свободном опылении, получилась иная картина: у *A. turanica* и *A. diffusa* просматривалось по 100 корзинок в трех повторностях, завязавшихся семян в среднем оказалось соответственно 35 и 26%.

На основании проведенных наблюдений можно сделать следующие обобщения.

1. Несмотря на кажущееся прекращение развития растений в жаркий период (июнь, июль, август), в корзинках *A. turanica* и *A. diffusa* идет образование листочков обертки, а в дальнейшем — цветочных бугорков и органов цветков.
2. Цветки в корзинках начинают закладываться примерно с середины июля и развитие их длится до конца сентября.
3. *A. turanica* и *A. diffusa* в июле и августе не цветут, так как цветки в это время не готовы к опылению. Цветение наступает в конце сентября—начале октября.
4. Цветение протекает открыто (хазмогамно). У названных полыней наблюдается протерандрия.
5. Изученным полыням не свойственны автогамия и гейтеногамия. По нашим наблюдениям, у *A. turanica* и *A. diffusa* опыление ксеногамное.
6. Пыльцевые зерна полыней обладают высокой степенью фертильности.
7. В корзинках полыни под Ташкентом развивается более 50% готовых к опылению цветков, однако зрелых семян образуется значительно меньше.

Литература

Беспалова З. Г. (1961). Биология цветения и опыления некоторых эдификаторов степных и пустынных группировок Центрального Казахстана. В сб.: Материалы Казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Беспалова З. Г. (1964). Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана. Бот. журн., 2. — Бутков А. Я. (1962). К изучению биологии цветения и плодоношения полыней из подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy. Узбекск. биолог. журн., 6. — Гордеева Т. К. (1957). К биологии полыни черной *Artemisia pauciflora* Web. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, XI. — Мокеева Е. А. (1945). К биологии пустынной полыни. Бюлл. Средне-Азиатск. гос. унив., 23.—Момотов И. Ф. (1961). Характеристика природных условий и растительности Кызылкумской пустынной станции. В кн.: Пастбища Узбекистана. — Нечаева Н. Т. (1949). Материалы к биологии полыни *Artemisia herba alba* Asso. Бот. журн., 1. — Нечаева Н. Т. и С. Я. Приходько. (1956). Биология полыни бадхызской и результаты введения ее в культуру. Бот. журн., 6. — Поддубная-Арнольди В. А., Н. Стешина и А. Сосновец. (1934). Материал к биологии цветения и размножения *Scorzonera tausaghyz* Lipsch. et Bosse. Бот. журн., 4. — Поляков П. П. (1958). К биологии полыни подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy. Бот. журн., 4. — Поляков П. П. (1961). Полынь *Artemisia* L. Флора СССР, 26. — Попова Л. И. и Т. А. Проскурякова. (1955). Исследование некоторых видов полыней Тянь-Шаньской области Киргизской ССР. Тр. Инст. ботаники АН КиргССР, 2. — Рачковская Е. М. (1957). К биологии пустынных полукустарников. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, XI. — Руми В. А. (1945). Развитие зародышевого мешка у некоторых среднеазиатских полыней. Бюлл. АН УзССР, 7. — Руми В. А. (1947). Развитие зародышевого мешка у некоторых среднеазиатских полыней. Бюлл. АН УзССР, 2. — Синьковский Л. П. (1959). Полыни из подрода *Seriphidium* как кормовые растения и опыт введения их в культуру в Средней Азии. Тр. Инст. животн. и ветеринарии АН ТаджССР, 3, 4.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 10 V 1965).

УДК 628.92 : 577.95 : 582.579.2

Л. Е. Соболева

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ВИДОВ И ФОРМ ИРИСОВ *IRIS* В ТУРКМЕНИИ

С 3 рисунками

Из сообщения Г. И. Родионенко (1961), которому в течение многих лет приходилось наблюдать за поведением видов ириса (касатика) на различных широтах, известно, что абсолютное большинство касатиков, за очень небольшим исключением, принадлежит к растениям с ярко выраженным светолюбием. Относительно теневыносливыми видами являются *I. pseudacorus* L., *I. lazica* Alb. и обитающие в лесах Японии и Китая виды подрода *Crossiris*.

На широте Ашхабада у абсолютного большинства садовых форм ириса в летний период палящие лучи солнца даже в условиях полива буквально «сжигают» листовые пластинки, приостанавливая тем самым рост растений. С начала июня начинается разрушение мезофилла листа. Концы листовых пластинок, а позже большая часть их поверхности, желтеют и высыхают. Хлорофилл сохраняется лишь вдоль проводящих пучков, отчего листья становятся белесыми, с четко обозначенными зелеными продольными полосами.

В литературе по ирисам, несмотря на ее сравнительно большой объем, какие-либо сведения экспериментального порядка относительно оптимальной потребности видов и сортов ириса в интенсивности солнечной инсоляции, насколько нам известно, отсутствуют. Работы Хартсема и Лейтен (Hartsema, Luyten, 1955а, 1955б), Вассинка и Вассинка-ван Лумеля (Wassink, Wassink-van Lummel, 1952) и других авторов о роли светового фактора при выгонке ирисов содержат материалы лишь об использовании дополнительного искусственного освещения. А между тем сведения, имеющиеся по этому вопросу для зерновых, технических, овощных, кормовых, некоторых декоративных и других растений, изложенные в работах А. А. Сапегина (1938, 1939), В. И. Разумова (1951), В. А. Новикова (1955), С. С. Шаина (1956, 1959), С. С. Шаина и А. В. Мотовой (1959), говорят о больших возможностях, которые открываются перед нами в тех случаях, когда интродуктор-растениевод, пользуясь самыми простыми приемами, регулирует интенсивность естественного света в опытах с тем или иным видом растений. Так, например, в опыте с притенением картофеля в Ленинградской области Сяо И-хуа (1958) наблюдал, что уменьшение освещенности во время образования тетрад у пыльцевых зерен понизило жизнеспособность пыльцы, хотя ослабления фотосинтеза при этом не наблюдалось. Аналогичные результаты были получены и в опытах с ячменем, овсом и томатами (Кудрявцев, 1960). Согласно данным М. Р. Куклиной (1959), временное ослабление солнечного света в Бурятии вызывало задержку в росте и развитии молодой завязи у огурца. Притенение капусты в южных районах СССР — на Северном Кавказе, в Средней Азии, способствовало улучшению водного режима растений, положительно сказывалось на обмене веществ, а следовательно, и на урожае (Зоз и др., 1947; Зауралов, 1952).

Снижение интенсивности дневного света в Узбекистане до 20%, как пишет об этом С. Я. Ледовский (1958), не оказало заметного действия на развитие хлопчатника. Уменьшение интенсивности света до 10% вызывало целый ряд ненормальностей в развитии растений и формировании отдельных органов. В условиях Армении уменьшение интенсивности света даже до 15% от полного дневного не препятствовало развитию периллы (Казарян, 1949).

На широте Москвы А. А. Кашмановым (1963 г.) проводилось изучение влияния качества и количества солнечного света на развитие некоторых цветочных растений (астры китайские, бархатцы, цинния и др.). По его наблюдениям, разнообразные одно-, двух- и многолетние растения, в зависимости от вида и сорта, требовали различных условий освещения; так, например, рано цветущие сорта астр быстрее развивались при утреннем и вечернем освещении; поздние сорта астр, а также сорта тагетеса хорошо развивались при полуденном освещении.

Поскольку, как уже указывалось выше, экспериментальные данные о влиянии интенсивности солнечной инсоляции на рост и развитие ирисов отсутствуют, мы, воспользовавшись советом и методическими указаниями Г. И. Родионенко, в период 1964—1965 гг. в Ботаническом саду АН ТуркмССР провели опыт с ирисами. В процессе наблюдения за растениями предполагалось проследить, как сказывается различная светообеспеченность на росте, развитии и декоративных особенностях подопытных растений.

Опыт осуществлялся по следующей схеме: 1-й вариант — полный дневной свет; 2-й вариант — сокращение солнечной инсоляции на 50% (притенение из однослойной марли); 3-й вариант — уменьшение солнечного света на 75% (притенение из двуслойной марли). Домики, затянутые марлей и имевшие щели для свободной вентиляции воздуха, устанавливались над растениями во 2-м и 3-м вариантах опыта с 20 апреля по 20 сентября, т. е. в период наиболее высокой интенсивности солнечного света. Освещенность измерялась десятого числа каждого месяца люксметром Лю-16 с интервалами в один час, начиная с 8 и до 20 часов.

Притенение участков могло вызвать изменение температуры и влажности внутри кабин, а последнее могло сказаться на росте и развитии притененных растений. Поэтому одновременно с измерением интенсивности света мы ввели в опыт измерение режима влажности и температуры.

Корневая система у ирисов довольно поверхностная: основная масса корней располагается на глубине от 0 до 20 см. Для характеристики условий, в которых происходило формирование подземных органов у подопытных ирисов, температура почвы измерялась на глубине 5, 10, 15 и 20 см термометрами Савинова, устанавливавшимися вдоль рядков.

С целью определения температуры и влажности воздуха на 3 опытных участках, психрометр Ассмана подвешивался в горизонтальном положении на уровне листвы растений и наблюдения за показаниями психрометра проводились ежедневно в 7, 13 и 21 час. В процессе опыта за каждым растением проводились фенологические наблюдения.

Для опыта были взяты 2 полиплоидных сорта американской селекции 'Lent. A. Williamson' и 'Blue Monarch'. Сорт 'Lent. A. Williamson', ранне-позднего цветения, создан оригинатором Вильямсоном в Блуфтоне (Bluffton), штат Индиана; 'Blue Monarch' ранне-среднецветущий сорт, создан Жакобом Сасс в 1933 г. близ города Омаха (Omaha), штат Небраска. В опыте находились также растения 2 видов: ирис бледный *I. pallida* Lam. и ирис Кампфера *I. kaempferi* Sieb.

В качестве посадочного материала использовались достаточно выровненные по величине годичные звенья в случае с сортом 'Lent. A. Williamson' и видом *I. pallida* Lam. и дернинки в опыте с *I. kaempferi* Sieb. Годичные звенья сорта 'Blue Monarch' по причине ограниченного количества посадочного материала были поделены на кусочки, каждый из которых имел по одной спящей почке. Укорененные в оранжерее, они в марте 1963 г. заняли свое постоянное место в опыте.

Опытные делянки были расположены в одинаковых почвенных условиях. Агротехника — общепринятая в Туркмении для декоративных многолетников, — полка сорняков, поливы через каждые 7—10 дней, рыхление после поливов и одна подкормка в начале вегетации смесью минеральных удобрений (NPK). На каждом участке было высажено по 5 растений каждого вида и сорта, взятых в изучение. Рядки с растениями направлялись с севера на юг с междурядиями в 50 см и расстоянием между растениями в рядках 30 см. При посадке растущая часть корневищ обращалась к югу.

Характеризуя изменение солнечной инсоляции с мая по сентябрь, можно отметить (рис. 1), что интенсивность света в весенние месяцы постепенно увеличивалась и имела наивысшее значение в июне, после чего начался заметный спад. Максимальные суточные показания люксметра на контрольном участке в полуденные часы июня достигали приблизительно 80 000 люкс и 55 000 люкс в сентябре. В июне интенсивность света во 2-м варианте опыта лишь в течение 1 часа несколько превышала 40 000 люкс, в сентябре она не поднималась выше 29 000 люкс. Под двуслойной марлей с 22 000 люкс в июне освещенность постепенно уменьшалась до 10 000 люкс в сентябре.

В результате проведенных сравнительных измерений температуры почвы выявилось сходство в показаниях термометров во всех вариантах опыта на глубинах 5—10 и 15—20 см. Составленные нами графики, в которых подробно охарактеризован ход температуры, мы опускаем, чтобы не загромождать текста статьи, ограничимся лишь приведением следующих показателей.

Наиболее резкие колебания температуры отмечались в 5-сантиметровом слое почвы. На контрольной делянке она не поднималась выше 34°. Регулярные поливы, рыхление и притенение почвы листьями ирисов способствовало понижению температуры почвы в среднем на 10—14° и уменьшению амплитуды суточных колебаний до 6—10°, т. е. более чем в 2 раза по сравнению с температурой почвы на богаре. Во 2-м варианте опыта температура почвы только в отдельные дни июня достигала 25—26°, оставаясь большую часть времени на уровне 22—23°. Амплитуда суточных колебаний составляла 2—5°. Под двуслойной марлей температура почвы опускалась на 2—3° ниже, чем во 2-м варианте, но амплитуда суточных колебаний при этом соответственно возрастала.

На глубине 20 см влияние притенения оказалось значительно слабее, чем в верхних слоях почвы. На контрольной делянке в наиболее жаркие дни июля температура равнялась 30°, большую же часть времени она оставалась на уровне 20—25° и имела амплитуду суточных колебаний порядка 2—5°. Во 2-м варианте опыта на глубине 20 см термометр показывал 19—22°, т. е. на 1—2° больше, чем под 2 слоями марли. Амплитуда колебания температуры почвы в течение суток в обоих вариантах равнялась 2—4°.

Температура воздуха на открытом участке была на 3—4° выше, чем внутри марлевых домиков. 1 и 2 слоя марли существенных различий в показаниях термометров не дали. Относительная влажность воздуха в 1-м варианте опыта в отдельные дни июня—августа опускалась ниже 20% , но большую часть времени оставалась на уровне 50—70%. Под одно- и двуслойным марлевым прикрытием относительная влажность колебалась в пределах 70—90% и не падала в самые засушливые дни июля—августа ниже 40%.

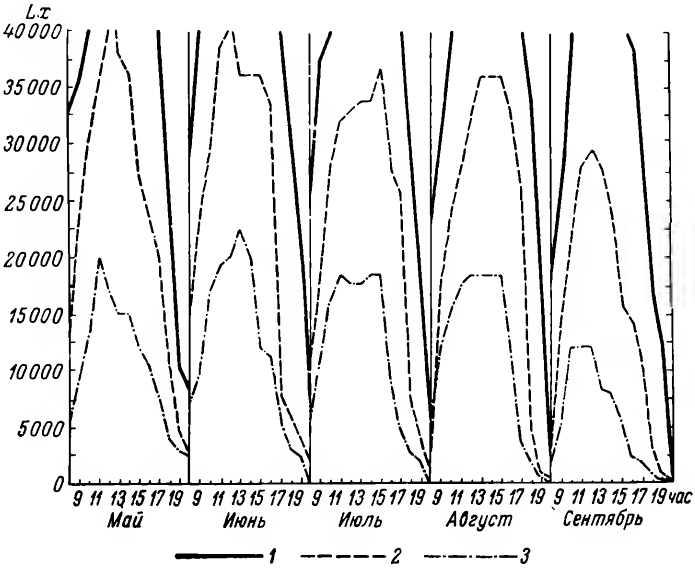


Рис. 1. Изменение интенсивности солнечной инсоляции с 8 до 20 часов с мая по сентябрь (десятого числа).

1 — контроль; 2 — 2-й вариант опыта (под одним слоем марли); 3 — 3-й вариант опыта (под двумя слоями марли).

Уже по истечении 1-го года наблюдений за растениями можно было с полным правом утверждать, что реакция подопытных растений на снижение интенсивности солнечного света далеко не однородна. Ирис бледный, растущий дико в горах Тироля (Австрия), показал себя в опыте исключительно светолюбивым растением, даже освещенность в 30—40 тысяч люкс, наблюдавшаяся под марлевым притенением, оказалась для него крайне недостаточной: листья приобретали признаки хлоротичности, серповидно изгибались в южном направлении, к свету. Цветение в 1-й год отсутствовало. В 1965 г. образовался лишь один цветочный побег, значительно уступающий по высоте цветоносам контрольных растений. Ирис Кемпфера в первых двух вариантах опыта погиб в конце 1-го же года; под двуслойной марлей слабые, отмирающие растения этого вида оставались живыми в течение 2 лет. Совершенно очевидно, что избыток солнечного света не являлся основной причиной безуспешных попыток интродукции *I. kaempferi* Sieb. в Ашхабад. Широко распространенный в природе на Дальнем Востоке, в Японии и Китае, ирис Кемпфера типичный луговой мезофит, не мирится с высокими температурами, которые господствуют в Ашхабаде в период вегетации, резкими колебаниями влажности воздуха и почвы в межполивные отрезки времени. По-видимому, на его развитии резко отрицательно сказывается и щелочная реакция наших почв.

Развитие сортовых ирисов в варианте с притенением из однослойной марли превзошло все наши ожидания. В летние месяцы, когда листья контрольных растений сильно страдали от солнца и усыхали, так что зелеными оставались только листовые влагалища и скрытый ими центральный лист в листовом пучке, во 2-м варианте опыта, т. е. с притенением, кусты ириса продолжали расти, разворачивая роскошные веера с 16—19 листьями при одном побеге (рис. 2), в то время как у контрольных растений при одном побеге развивалось всего лишь 7—8 листьев. Если учесть, что в пазухе каждого листа закладывается почка, предназначенная для образования новых побегов, то при условии получения растениями только 50% света на широте Ашхабада можно ожидать, что при каждом годичном побеге у них может формироваться почек в 2 раза и более, чем у контрольных растений, развивающихся без притенения на открытых для прямого солнечного облучения участках.

В 1-й год вегетации на контрольном участке цвели оба сорта, тогда как в 1-м и 2-м варианте генеративные побеги образовались лишь у 'Blue Monarch'. Сроки цветения этого сорта во всех вариантах опыта совпали. Высота листьев и цветоносов была значительно большей у ирисов, получавших меньшее количество света. В 1965 г. сортовые ирисы цвели во всех вариантах опыта, причем цветки притененных растений раскрылись 5 днями раньше.

Ирисы в период цветения их под однослойной марлей представляли собою восхитительную картину. Над широкими темно-зелеными веерами листьев, достигавших 90 см, красовались на многочисленных стройных высоких (100—110 см) цветоносах крупные цветки, источавшие нежный и сильный аромат.

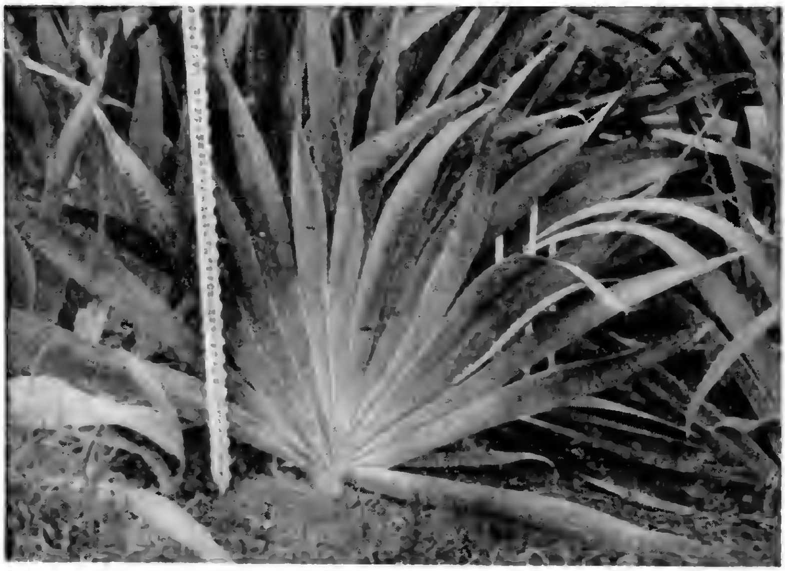


Рис. 2. Вегетативный побег сорта 'Lent. A. Williamson' в августе 1964 г. (2-й вариант опыта).

Снижение интенсивности солнечного света сказалось не только на увеличении размера цветков, но также способствовало изменению окраски. Так, цветки сорта 'Lent. A. Williamson' в контроле были наиболее светлыми; под однослойной марлей у наружных долей околоцветника заметно усилился лиловый оттенок, а в 3-м варианте опыта цветки отличались темно-фиолетовой, сильно бархатистой поверхностью. В притенении они хорошо сохраняли форму и оставались раскрытыми в течение 3 дней даже в очень жаркую ветреную погоду, в то время как контрольные экземпляры ирисов теряли декоративность уже на 2-й день после раскрытия.

Сорта 'Lent. A. Williamson' и 'Blue Monarch' в условиях Ашхабада даже при искусственном опылении семян не образуют, поэтому говорить о влиянии интенсивности солнечного света на семенную продуктивность у ирисов не представляется возможным. Следует только заметить, что у затененных растений 'Blue Monarch', в отличие от контрольных, пыльники оказались недоразвитыми, щуплыми, лишенными пыльцы. Качество пыльцевых зерен в других вариантах опыта не проверялось.

Развитие сортовых ирисов при оставлении только 25% силы дневного света в весенние и летние месяцы было сходно с ростом и развитием растений во 2-м варианте опыта, но менее интенсивно; осенью у растений 3-го варианта появились признаки угнетения: хлоротичность и вытягивание листьев.

Притеняя ирисы, мы не могли добиться абсолютно одинаковой освещенности над каждым растением внутри марлевых домиков. Измерение интенсивности солнечного света под однослойной марлей над каждым кустом сорта 'Lent. A. Williamson' 1 июня в 7 часов утра показало, что 1-е растение в рядке с южной стороны имело бóльшую светообеспеченность, равную 21 000 люкс. Последующие кусты до некоторой степени притенялись друг другом и соседними рядами, отчего получали на 2400, 4800, 3200 и 1600 люкс меньше. Различная светообеспеченность сказалась на развитии отдельных растений внутри кабин. Наибольшей длины достигали листья средних кустов в рядке. Высота же цветоносов была наибольшей у 1-го растения с южной стороны и постепенно уменьшалась по направлению к северу. Такая зависимость наблюдалась на обоих притененных участках и не имела места в контроле.

В литературе есть сведения о компасности листьев у ирисов (Wiesner, Gertraud, 1880; Мак Дуголл, 1935; Бекетов, 1951).

В 1926 г. была опубликована статья Эрмана (Erman, 1926) о способности листовых пучков *I. pseudacorus* L. и других садовых форм ириса ориентироваться своей плоскостью в зависимости от господствующего освещения. Подсчеты Эрмана показали, что на разреженных посадках до 70% листовых пучков ориентируется в направлении запад—восток, а в загущенных посадках преобладает северо—южное расположение листовых пластинок. Мы в своих наблюдениях не задавались целью подсчитать и определить по румбам направление листовых пучков, но не могли оставить без внимания тот факт, что в условиях ослабленной интенсивности солнечного света поверхность листовых пучков в большинстве своем ориентировалась в северо-южном направлении, а на контрольной делянке преобладало расположение с запада на восток — ребром к полуденным солнечным лучам, так, чтобы листовая поверхность подвергалась диффузному освещению.

Ирисы в отличие от многих других декоративных растений (гладиолусы, лилии, гвоздики, хризантемы) обладают невысоким коэффициентом вегетативного размножения. Новейшие сорта зарубежной селекции, поступающие к нам из других стран, нуждаются в скорейшем размножении для широкого распространения их в нашей стране. Увеличение побегообразовательной способности у *I. pallida* Lam. имеет особо важное значение, так как этот ирис служит источником получения ценнейшего для парфюмерии ирисового масла и может занять в ближайшие годы на юге нашей страны значительные площади.

В нашем опыте наибольший интерес представляют данные, касающиеся положительного влияния уменьшения (на 50%) интенсивности солнечной инсоляции на повышение коэффициента вегетативного размножения у сортовых ирисов. Увеличение этого коэффициента означает получение за 1 год большего количества сформированных, способных к прорастанию боковых почек, которые, будучи отделенными от материнского корневища, дают после укоренения самостоятельные растения.

Весной 1964 г. ирисы сорта 'Lent. A. Williamson' на контрольном участке имели при каждом годичном звене корневища вегетации 1963 г. по 1—2 вегетативных побега и 1 генеративному (если последний был сформирован в конусе нарастания верхушечного побега). В период с весны и до сентября 1964 г. при весенних побегах 1964 г. образовались достаточно сформированные сегменты корневища, боковые почки которых по мере вызревания начали прорастать. Ко времени окончания вегетации при каждом растении насчитывалось по 10—12 молодых листовых пучков, веера которых состояли из 5—7 листьев. При основании каждого листового пучка имелись еще не успевшие закончить развитие годичные звенья (рис. 3, *А*). До конца вегетации 1964 г. у растений сорта 'Lent. A. Williamson' образовалось 49 молодых побегов. Меньшее количество почек, заложившихся на годичных звеньях корневища в позднеосенний период 1964 г., проросло только весной 1965 г. У растений сорта 'Blue Monarch' вызревание почек происходило в более поздние сроки по сравнению с вызреванием почек у растений сорта 'Lent. A. Williamson'. До конца вегетации 1964 г. сформировалось и проросло только 5 почек. Весной следующего года образовалось еще 28 побегов.

На участке, притененном однослойной марлей, каждое растение сорта 'Lent. A. Williamson' в апреле 1964 г. имело по 2 вегетативных побега, которые к концу июля сформировали крупные зрелые годичные звенья и дали в среднем по 18 (а отдельные растения по 24) молодых побегов, образовавших до конца вегетации 1964 г. сегменты корневищ средних размеров. Некоторые боковые почки на них проросли весной 1965 г. (рис. 3, *Б*). До конца октября 1964 г. бо́льшая часть (80 почек) проросла, за исключением четырех, которые начали рост только весной 1965 г. По сравнению с контролем, во 2-м варианте опыта у растений 'Blue Monarch' в летне-осенний период 1964 г. проросло в 5 раз больше почек. Весной 1965 г. дополнительно образовалось еще 28 побегов из числа почек, не начавших рост в 1964 г.

Под двуслойной марлей у каждого из подопытных сортов проросло меньше почек, чем в 1-м и 2-м вариантах опыта в отдельности, а формирование почек происходило в сроки, близкие к контролю.

Дифференциация и прорастание почек у ириса бледного были наиболее успешными при полной интенсивности солнечной инсоляции. Более подробные данные о поведении растений приводим в таблице.

Из вышеизложенннного и данных таблицы видно, что снижение интенсивности солнечного света на 50% для широты Ашхабада резко положительно сказалось лишь на сортовых формах ириса гибридного. В жаркие весенне-летние месяцы притенение способствовало росту листовых побегов, и, соответственно, сокращению сроков формирования боковых почек. Несмотря на то что при притенении растений двуслойной марлей мы избавили ирисы от слишком высокой температуры почвы и воздуха по сравнению с другими вариантами опыта, тем не менее растения под двуслойной марлей развивались слабее. Освещенность растений при сильном притенении (когда было оставлено только 25% от полного солнечного света) даже на широте Ашхабада оказалась совершенно недостаточной для нормального роста и развития растений. Этой закономерности подчиняются даже сорта ириса гибридного, показавшие значительно меньшую потребность в свете, чем *I. pallida* Lam.

Наши рекогносцировочные наблюдения за поведением некоторых видов и сортов ириса в условиях пониженной солнечной инсоляции, не касающиеся физиологической сущности отмеченных явлений, могут представить определенный интерес при проведении дальнейших более детальных исследований по затронутому вопросу.

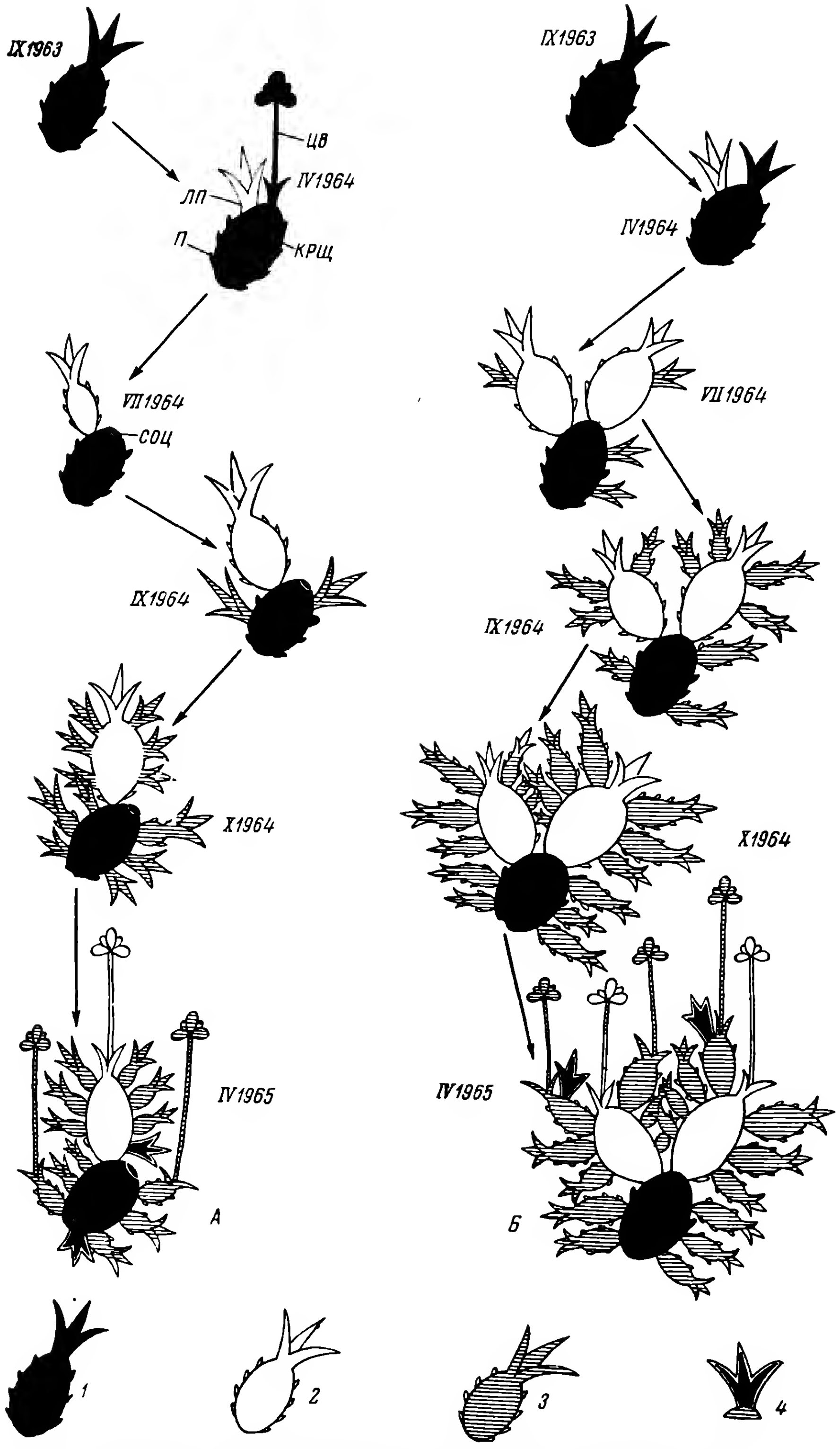


Рис. 3. Интенсивность побегообразования у идентичных корневищ сорта 'Lent. A. Williamson', поставленных в различные условия освещенности.

А — контроль; *Б* — при 50% освещенности (под однослойной марлей). *крщ* — годичное звено корневища; *лп* — листовой пучок при развивающемся побеге; *п* — почка; *соц* — след отмершего цветоноса. *1* — *крщ* и *лп* 1963 г. вегетации; *2* — *крщ* и *лп* весенне-летней вегетации 1964 г.; *3* — *крщ* и *лп* летне-осенней вегетации 1964 г.; *4* — *лп* весенней вегетации 1965 г.

Особенности роста и развития подопытных растений *Iris* за 1964—1965 гг.

Варианты опыта	Виды (сорта)	Период цветения				Средняя высота цветоносов в период цветения (в см)		Длина листьев к периоду цветения (в см)		Размер долей цветка ширина/длина (в мм)				Коэффициент орнаментальности		
		1964 г.		1965 г.						1964 г.		1965 г.		1964 г.		1965 г.
		начало	конец	начало	конец	1964 г.	1965 г.	1964 г.	1965 г.	наружные	внутренние	наружные	внутренние	в период цветения	октябрь	в период цветения
I Контроль	'Lent. A. Williamson'	4.5	17.5	30.4	11.5	80	75	45—60	60—70	55/95	58/85	57/95	60/92	3/7 —	3/56	14/68
	'Blue Monarch'	9.5	23.5	8,5	23.5	68	85	53—58	50—60	51/81	62/80	60/95	62/85	3/33	3/38	15/66
	I. kaempferi Sieb.	19.5	26.5	П	П	31	П	25—48	П	40/33	20/10	П	П	5/33	5/13	П
	I. pallida Lam.	30.4	22.5	27.4	18.5	80	95	50—55	50—60	60/70	50/65	65/75	50/65	5/8	5/20	7/23
II	'Lent. A. Williamson'	—	—	25.4	9.5	—	95	60—72	85—90	—	—	60/92	65/92	—/9	—/89	23/94
	'Blue Monarch'	9.5	20.5	2.5	17.5	78	110	60—70	85—93	63/95	67/91	59/92	67/91	4/19	4/50	15/74
	I. kaempferi Sieb.	—	—	П	П	—	П	25—50	П	—	—	П	П	—/11	—/7	П
	I. pallida Lam.	—	—	1.5	16.5	—	70	40—50	55—60	—	—	50/75	51/73	—/5	—/9	2/12
III	'Lent. A. Williamson'	—	—	27.4	10.5	—	88	55—75	70—75	—	—	60/88	67/85	—/8	—/51	12/57
	'Blue Monarch'	9.5	23.5	3.5	19.5	86	100	50—65	65—70	59/95	61/85	52/9	60/87	5/25	5/47	16/63
	'*I. kaempferi* Sieb.'	—	—	—	—	—	—	30—50	20—25	—	—	—	—	—/20	—/11	—/6
	I. pallida Lam.	—	—	П	П	—	П	20—30	П	—	—	П	П	—/5	—/3	П

Примечание. П — растения погибли; тире — растения не цвели. В трех последних графах числитель — количество генеративных побегов; знаменатель — общее количество побегов.

Литература

Бекетов А. Н. (1951). Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету. ИАН СССР, 6. — Зауралов О. А. (1952). Изменение физиологических процессов в листьях капусты под влиянием притенения. ДАН СССР, 74, 3. — Зоз В. К., П. Ф. Варуха, Ф. И. Дорофеев. (1947). Влияние притенения и дождевания на химический состав растений поздней капусты. Тр. Краснодарск. инст. пищ. пром., 2. — Казарян В. О. (1949). Значение интенсивности света в световой стадии развития растения. Тр. бот. инст. АН АрмССР, 6. — Кудрявцев В. А. (1960). К вопросу о роли интенсивности света и восстановительных процессов в формировании генеративных органов растений. ДАН СССР, 131, 2. — Кудрявцев В. А., Е. П. Веденьков, Ж. Л. Роктанэн. (1964). Последействие временного снижения интенсивности света у томатов. ИАН КазССР, 6. — Куклина М. Р. (1959). Влияние интенсивности света на развитие огуречного растения. Тр. Бурятск. с.-х. опыт. ст., 3. — Куперман Ф. М., П. Г. Лучков. (1962). Изменчивость самоопыленных линий и гибридов кукурузы в условиях различных световых режимов как один из показателей, характеризующих степень их пластичности. Уч. зап. Кабард.-Балкарск. унив., 15. — Ледовский С. Я. (1958). Влияние интенсивности освещения на рост и развитие различных форм хлопчатника. Узбекск. биолог. журн., АН УзССР, 2. — Мак Дуголл В. Б. (1935). Экология растений. — Новиков В. А. (1955). Повышение устойчивости растений к снижению интенсивности света в критический период. Зап. ЛСХИ, 9. — Разумов В. И. (1951). Значение длительных периодов темноты в развитии растений. ДАН СССР, 30, 2. — Родионенко Г. И. (1961). Ирисы. — Сапегин А. А. (1938). Ход развития колоса пшеницы. ДАН СССР, 18, 3. — Сапегин А. А. (1939). Ход развития колоса пшеницы ДАН АН СССР, 28, 3. — Сяо И-хуа. (1958). Влияние интенсивности света на развитие картофеля. Зап. ЛСХИ, 13. — Шаин С. С. (1956). Влияние качества и количества света на развитие многолетних и однолетних кормовых растений. Докл. ВАСХНИЛ, 12. — Шаин С. С. (1959). Приспособление растений при их выращивании к условиям солнечного освещения. Совещ. по морфоген. раст., 1. — Шаин С. С., П. И. Богданов, А. А. Кашманов и др. (1963). Свет и развитие растений. — Шаин С. С. и А. В. Мотова. (1959). Развитие растений кукурузы в зависимости от условий солнечного освещения. Кукуруза, 9. — Erman C. (1926). Über Lichtorientierungen bei Iris-Blättern. Botanica Notiser, Lund. — Hartsema A. M., I. Luyten. (1955a). Stelle bloei van iris Wedgwood IIa—IIc. Invloed van temperatuur en light. — Hartsema A. M., I. Luyten. (1955б). Early flowering of Dutch irises Imperator. V. Light intensity and daylength. Acta bot. neerl. — Wassink E. C., L. E. Wassink-van Lummel. (1952). The Action of light intensity and night temperature on flowering of bulbous irises (Wedgwood) and tulips. Report of the Thirteenth International Horticultural Congress. — Wiesner, Gertrand. (1880). Die Bedeutung der Lichtintensität fur die Bildung vor Moosgesellschaften im Gebiet von Lunz-Sitzungberichte (Osterreichische Akademie der Wissenschaften). I.

Центральный ботанический сад
Академии наук Туркменской ССР,
Ашхабад.

(Получено 8 VIII 1965).

УДК 631.525 : 582.998 (471.23)

Ю. Д. Гусев

РАССЕЛЕНИЕ ВИДОВ *Galinsoga* В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Десять лет тому назад появилось сообщение о нахождении в Ленинграде нового сорняка из сем. *Compositae* (триба *Heliantheae*) — галинсоги (галинзоги) мелкоцветной *Galinsoga parviflora* Cav. (Круберг, 1955). Это южноамериканское растение нашли в 1942—1947 гг. в трех районах города.

После второй мировой войны галинсога, по словам Круберга, исчезла из всех восстановленных скверов и цветников города и «встретить ее теперь можно лишь изредка на некоторых пустырях, кладбищах и запущенных дворах, которых еще мало коснулось благоустройство. . .». В только что вышедшем в свет IV томе «Флоры Ленинградской области» (1965) Е. Ф. Флоровская повторяет сведения, сообщенные Крубергом, и добавляет одно новое нахождение галинсоги в городе в 1948 г.

В 1964 и 1965 гг. мною были предприняты специальные поиски видов рода *Galinsoga* в Ленинграде и области. Полученные новые данные заставляют пересмотреть некоторые опубликованные сведения и выводы о произрастании рода в этом районе.

В настоящее время в ленинградской флоре имеются 2 вида галинсоги, оба — яровые однолетники американского происхождения.

1. *Galinsoga parviflora* Cav.

По нашим наблюдениям, этот вид встречается теперь почти во всех районах Ленинграда, от ст. Ланская на севере до Южного шоссе на юге. Число найденных мест произрастания *G. parviflora* в городе приближается к 100. Выяснилось, что *G. parviflora* не только не исчезает, но наоборот расселяется в Ленинграде, расширяя по мере роста города свой ареал. Она уже проникла в новые районы застройки, ее можно встретить в конце Московского проспекта, на Дибуновской улице в Новой Деревне и т. д.

Во «Флоре Ленинградской области» этот вид характеризуется как рудеральное растение: «Местооб. по мусорным местам» (т. IV, стр. 231), в то время как на самом деле *G. parviflora* в Ленинграде — преимущественно сорняк цветников, реже засоренных незадернованных еще газонов, с богатой азотистыми веществами почвой. Она нередко встречается и у стен домов, но только там, где вблизи имеются цветники. Изредка на месте бывших цветников эта галинсога образует сплошные заросли. По собственно мусорным местам (пустыри, свалки, насыпи, обочины дорог и пр.) галинсога мелкоцветная не встречается; не видел автор это светолюбивое растение и на кладбищах.

В Ленинграде *G. parviflora* достигает 20—70 (98) см высоты. Листовые пластинки (2.5) 3—5.5 (8) см длины и (1.5) 2—3 (5) см ширины; черешки (0.4) 1—2.5 (4.2) см длины; верхние (прицветные) листья узкие и обычно сидячие. Цветет в VII—IX; плодоносит в VIII—X. Все найденные и просмотренные экземпляры относятся к разновидности var. *genuina* Thell., у которой верхняя часть стебля, цветоносы и обертки соцветий покрыты простыми прижатыми волосками, иногда с небольшой, реже значительной, примесью железистых волосков (Thellung, 1915).

В Ленинградской области этот вид был найден в 1958 г. в Иван-Городе (Remmel, 1963), а в 1965 г. — мною в Луге, на вокзале и у забора инфекционной больницы.

Круберг высказал предположение, что расселение галинсоги мелкоцветной в Ленинграде, так же как в свое время в Тарту (Eichwald, 1953), началось из местного ботанического сада.

В С.-Петербургском ботаническом саду *G. parviflora* появилась, по-видимому, в 20-х годах XIX в. В 1831 г. она наблюдалась Мейером в большом количестве вблизи Сада на Аптекарском острове, но позже здесь никем не отмечалась (Ruprecht, 1846). Из обменных списков семян этого сада, изданных в разные годы, видно, что *G. parviflora* с 1834 г. (Index seminum. . ., 1835—1869) часто выращивалась в саду, вначале под названием *Galinsoga trilobata* Cav., затем (с 1837 г.) как *Galinsoga* (и *Galinsogea*) *parviflora* Cav., причем вводилась в культуру в XIX и XX вв. неоднократно.

Длительная история культуры в Ботаническом саду, наибольшее распространение этого вида в ближайших к Саду районах города (что отметил еще Круберг), а также ежегодный массовый вынос различных растений с землей из Сада позволяют считать предположение о роли Ботанического сада в распространении галинсоги в городе соответствующим действительной истории первоначального появления здесь этого вида в качестве сорняка.

Значительное распространение *G. parviflora* на Балтийском, Варшавском и Витебском вокзалах, в прилегающих к ним кварталах и в районе бывшей Гавани, а также недавнее расселение галинсоги мелкоцветной в соседних областях позволяют думать, что в более позднее время путь проникновения ее в цветники города из С.-Петербургского ботанического сада был не единственным.

2. *Galinsoga ciliata* (Raf.) Blake (*G. parviflora* Cav. var. *hispida* DC.; *G. quadriradiata* var. (vel subsp.) *hispida* (DC.) Thell.; *G. aristulata* Bickn.

Этот вид, известный в отечественной литературе под неточным названием *G. quadriradiata* Ruiz et Pav. и который следует называть *G. ciliata* Blake (Lousley, 1950), не упоминается во «Флоре Ленинградской области» (Флоровская, 1965), хотя о его нахождении на самой границе области в Иван-Городе и Нарве в 1958 г. недавно стало известно (Remmel, 1963).

В 1961 г. *G. ciliata* была найдена мною в Ленинграде в районе Большой Охты, о чем уже сообщалось (Гусев, 1964). В 1965 г. я нашел этот вид в цветниках трех отдаленных друг от друга районов города, на грядках в Ботаническом саду БИН АН СССР и, кроме того, в цветниках на главных улицах Иван-Города и Петродворца. Следовательно, галинсога реснитчатая уже расселяется в Ленинграде и области. В настоящее время она встречается еще очень редко, и нам не удалось найти ее в других городах Ленинградской области (в Кингисеппе, Ломоносове, Зеленогорске, Пушкине, Гатчине, Луге и др.), где автор провел специальные поиски.

В Ботаническом саду она образовала к началу сентября сплошную заросль. Последняя была 9 IX уничтожена полкой, но часть растений, брошенных вдоль гряд, продолжала цвести, а через неделю даже дала первые семена. Этому способствовало значительное количество земли, оставшейся на корнях, и суккулентность стеблей. Найденные растения достигали (5) 10—55 см высоты. Листовые пластинки (2.5) 3—5.5 (10) см длины и (1.8) 2.5—4.5 (8.5) см ширины; черешки (0.4) 1—3 (6) см длины; прицветные листья до 3 см длины, узкие, сидячие. Цветет в конце VIII и в IX; плодоносит в IX—X.

В С.-Петербургском ботаническом саду *G. ciliata* известна, по-видимому, с 1842 г. под названием *Galinsogea brachystephana* Hort. Berol. Позже она культивировалась здесь под разными названиями.

В Гербарии БИН АН СССР хранятся гербарные листы обоих видов, *Galinsoga parviflora* и *G. ciliata*, собранные в С.-Петербургском ботаническом саду в XIX в. Пути проникновения второго вида в разные места Ленинграда и области, возможно, были различные, но Ботанический сад также способствовал его расселению. Во всяком случае единичные экземпляры *G. ciliata* можно видеть на цветниках по Аптекарскому проспекту, где проходит граница Сада.

G. ciliata появилась в ленинградской флоре, несомненно, позже предыдущего вида, но может расселиться быстрее и стать распространенным сорняком цветников и огородов, как это наблюдается в Эстонии.

Литература

Гусев Ю. Д. (1964). Натурализация американских растений в бассейне Финского залива. Бот. журн., 9. — Круберг Ю. К. (1955). О появлении во Флоре Ленинграда галинзоги. Уч. зап. Лен. пед. инст. им. Герцена, 109. — (Рупрехт Ф. И.) Ruprecht F. I. (1846). In historiam stirpium Florae Petropolitanae diatribae. Simbolae ad historiam et geographiam plantarum rossicarum. — Флоровская Е. Ф. (1965). Галинсога — *Galinsoga* Ruiz et Pav. Флора Ленинградской области, IV. — Eichwald K. (1953). Vôôrkakra (*Galinsoga* Ruiz et Pav.) liikide levikust Eesti NSV-s. Eesti loodus. Seltsi juubel. — Index seminum, quae Hortus botanicus Imperialis Petropolitanus pro mutua commutatione offert. (1835—1869). — Lousley J. E. (1950). The nomenclature of the British species of *Galinsoga*. Watsonia, I. — Remmel A. (1963). Uusi tulmiktaimi Eesti flooras. Mälestus-kogumik pühendatud prof. A. Vagale 1893—1960. — Thellung A. (1915). Über die in Mitteleuropa vorkommenden *Galinsoga*-Formen. Allgemeine Botan. Zeitschrift, 1—4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР, Ленинград.

Получено 24 IX 1965).

УДК 581.9+581.55 (497.2)

М. И. Котов

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ХРЕБТА РЫЛА В БОЛГАРИИ

С 1 рисунком

Наиболее высоким горным массивом в Болгарии является хребет (планина) Рыла. Наивысшая его точка — пик Мусала, достигает высоты 2995 м над ур. м., и является самой высокой точкой Балканского полуострова, другие 12 вершин имеют высоту до 2700 м.

В августе 1958 г. в составе туристской ботанической группы я осмотрел растительность по северному склону этого хребта от с. Боровца до пика горы Мусала, а также изучил растительность буковых лесов в окр. Рыльского монастыря. Был собран большой гербарий, который положен в основу данной работы. Мы пересекли все пояса горной растительности от пояса предгорий и до высокогорьев включительно.

В новейшей литературе установлением горных поясов в Болгарии занимались Н. Стоянов (1956) и Б. Китанов (1958). По Н. Стоянову (1956), из выделенных им поясов на хребте Рыла имеются следующие:

2. Пояс предгорий. Дубовые леса на выс. 700—1000 м.

3. Пояс буковых лесов с примесью пихты на выс. 800—1000 (1700) м.

4. Пояс хвойных лесов субарктического типа. По северным склонам более всего распространены еловые леса с черникой Piceetum myrtillosum. На местонахождениях южной экспозиции развиты сосновые леса; в этом поясе произрастает румелийская сосна (*Pinus peuce* Griseb.). Верхняя граница леса находится на высоте 2000—2300 м. (рисунок).

5. Ореофитный пояс, т. е. пояс безлесной высокогорной растительности. В самых высоких горах Болгарии, в хребтах Рыла и Пирин, Н. Стоянов подразделяет его на два подпояса: а) подпояс хвойных кустарников из можжевельника или из горной сосны (до высоты 2400—2500 м) и б) настоящий ореофитный подпояс с травянистой растительностью.

В настоящей статье мы принимаем несколько иной принцип выделения вертикальных поясов, который мы приняли для Украинских Карпат (Котов и Чопик, 1960) только с некоторыми изменениями:

I. Лесной пояс.
  1. Лиственные леса: а) дубовые (в предгорьях), б) буковые (в горах).

2. Хвойные леса: еловые или сосновые.

II. Субальпийское сосновое криволесье.

III. Альпийский пояс.

Н. Стоянов (1956) опубликовал ботанико-географическое районирование Болгарии, и хребет Рыла он отнес к четвертому району — западноболгарскому горному, где он выделил Рыло-Родопский подрайон с умеренно континентальным горным климатом. В нем распространены хвойные леса за счет букового леса, который здесь недоразвит и не достигает своего нормального верхнего предела как на Балканском хребте, так и в других местах. Наиболее распространенным в горах данного подрайона являются еловые и сосновые леса на высоте 1500—1800 м, с подлеском из черники. Горы Рыла и Пирин характеризуются большим распространением кустарниковой горной сосны (над верхним пределом леса), а на вершинах этих гор очень характерны сообщества из *Sesleria comosa* Vel.

Сосна румелийская *Pinus peuce* Griseb. на выс. 2000 м.

Специальных ботанических работ, характеризующих хребет Рыла в целом, нет; имеются работы, посвященные отдельным частям этого хребта; исследования М. Рускова (1935, 1942) посвящены буковым и еловым лесам, И. Н. Радкова (1953, 1956) — еловым лесам. Высокогорной растительности хребта Рыла касается работа Хорвата и др. (Horvat и др., 1937), хребта Пирин — работа Симон (Simon, 1958).

Переходим к характеристике растительности и флоры отдельных поясов.

I. Лесной пояс

1. Лиственные леса. Дубовые леса произрастают в предгорьях на высоте до 800 м. В них растут дубы *Quercus conferta* Kit., *Q. cerris* L., *Q. petraea* Liebl. с примесью граба *Carpinus betulus* L. и вяза *Ulmus campestris* L. Эти леса мною не были осмотрены.

Буковые леса на хребте Рыла мало распространены, так как здесь бук во многих местах вытеснен елью. Буковые леса произрастают на высотах до 1600 м, а местами и до 2000 м. Эти леса нами осмотрены в возрасте 80—150 лет в окр. Рыльского монастыря, где преобладают Fagetum pteridosum и F. nudum. В этих лесах произрастают также: клены *Acer pseudoplatanus* L. и *A. platanoides* L., рябина *Sorbus aucuparia* L.; подлесок местами представлен орешником *Corylus avellana* L. В травянистом покрове много папоротника-орляка *Pteridium tauricum* Krecz. и ясменника *Asperula odorata* L. Кроме того, растут: *Poa nemoralis* L., *Calamintha grandiflora* (L.) Moench, *Mycelis muralis* (L.) Rchb., *Salvia glutinosa* L. На выходах сиенита обитают: *Allium paniculatum* L., *A. flavum* L., *Alyssum murale* W. K., *Arabis turrita* L., *Inula vulgaris* (Lam.) Trev., *Achillea grandiflora* Triv., *Hypericum barbatum* Jacq., *Viola pyrenaica* Ram., *Centaurea affinis* Triv., *Solidago virga aurea* L., *Libanotis montana* Crantz. и др., в щелях гранита —

папоротник *Asplenium trichomanes* L., на открытых местах — эндем *Verbascum jankaeanum* Panč.

2. Хвойные леса. Еловые леса широко распространены на северных склонах с высоты 1200 до 2000—2200 м над ур. м. Они описаны Радковым (1956) в лесном массиве Боровец, который мы также посетили. Возраст этих лесов 80—140 лет. В этих лесах, расположенных на более пониженных участках, почвы бурые лесные, а выше над уровнем моря — темноокрашенные горные. Характерной особенностью этих почв является отсутствие оподзоливания и уплотненного иллювиального горизонта, а в наиболее хорошо развитых темноокрашенных горных почвах гумусовый горизонт достигает 50—100 см. И. Н. Радков (1956) различает здесь следующие типы леса:

а) Abieto-Piceetum saniculosum,
б) Abieto-Piceetum luzulosum,
в) Piceetum calamagrostiosum,
г) Peuceto-Piceetum myrtillosum.

В этих лесах на высотах 1200—1600 м древостой состоит из пихты *Abies alba* Mill. и ели *Picea abies* (Link) Karst., с примесью бука и сосны *Pinus silvestris* L. На высотах 1600—1800 м древостой состоит только из ели, и с высоты 1800 м до полосы *Pinus montana* Mill. — из ели и *Pinus peuce* Griseb., которые образуют верхнюю границу елового леса. Очень много в этих лесах, как и выше в горах, на стволах деревьев лишайника *Usnea barbata* Ach.

На высоте 1200—1450 м в этих лесах богатая травянистая растительность, с обилием *Geranium robertianum* L., *Sanicula europaea* L., *Fragaria vesca* L., *Aremonia agrimonioides* L., *Oxalis acetosella* L. и мелкого кустарника *Rubus caesius* L. Выше, на высотах 1450—1600 м, фон дает *Luzula maxima* DC. и очень много мелкой *Moehringia pendula* W. K.; на высотах 1600—1800 м основная группа ассоциаций Piceetum calamagrostiosum. без подлеска — *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. и *Luzula maxima* DC. На высотах 1800—2000 м над ур. м. на темноокрашенных горных почвах с мощным слоем грубого гумуса (в среднем 10—14 см) в Peuceto-Piceetum ель произрастает вместе с румелийской сосной *Pinus peuce* Griseb. Кроме того, здесь встречаются горная сосна *Pinus montana* Mill. и в подлеске можжевельник *Juniperus communis* L. В травянистом покрове в основном те же виды, что и в Piceetum calamagrostiosum, но, кроме того, отмечены в больших количествах: *Deschampsia flexuosa* Trin., *Melampyrum silvaticum* L., *Polygonatum verticillatum* All. и в небольшом количестве *Campanula expansa* Triv., *Digitalis viridiflora* Lindl. и *Genista sagittalis* L.

II. Пояс субальпийского соснового криволесья

Пояс криволесья расположен на высоте 2000—2500 м и представлен двумя ведущими группировками Mugeto-Pinetum bruckenthaliosum и Mugeto-Pinetum myrtillosum. Для этого пояса характерны: сосна жереп *Pinus mughus* Scop. и мелкие кустарники — *Bruckenthalia spiculiflora* Rchb. и *Vaccinium myrtillus* L., кроме того, обычны *Vaccinium vitis-idaea* L., *Alnus viridis* Lam. et DC., *Campanula abietina* Griseb., *Deschampsia flexuosa* Trin., *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Senecio carpaticus* Herb. и др.

У берегов р. Быстрицы — заросли *Rosa pendulina* L., *Angelica silvestris* L., *Doronicum orophanioides* Boiss., *Scrophularia scopolii* Hoppe.

На высоте 2300 м стелется уже сосновый стланик *Pinus pumila* Willk. с мелкими шишками и низкорослый можжевельник *Juniperus nana* Willd. На больших обнажениях и осыпях сиенитов — заросли *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Festuca varia* Haenke, *Sesleria compacta* Velen., *S. coerulea* Ard., *Nardus stricta* L., *Jasionella bulgarica* Stoj. et Steph., *Alchemilla bulgarica* Rothm., *Hieracium pilosella* L., *H. pannosum* Boiss., *Thymus balcanicus* Borb. var. *gracilior* Ronn., *Gnaphalium norvegicum* Gunk., *Euphrasia salisburgensis* Funk, *Cerastium triginum* Vill. и другие растения, которые спускаются сюда с альпийского пояса.

III. Альпийский пояс

Альпийский безлесный пояс поднимается выше лесного до 2925 м. Это скалистые вершины с изрезанными гребнями, со склонами до 20°, с глубокими долинами и с ледниковыми озерами. Всюду обнажаются каменистые горные породы. Площадь покрытия растительностью в этом поясе порядка 10—20%. Преобладают низкорослые растения. В сложении основных ассоциаций участвуют: злаки — *Sesleria compacta* Velen., *Festuca varia* Haenke, *F. hallieri* Vill. var. *riliensis* Hackel, *F. spadicea* L., *Agrostis rupestris* All., осоковые — *Carex curvula* All., *C. sempervirens* Vill., *Elyna bellardi* (All.) Koch, и двудольные — *Sibbaldia procumbens* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Campanula alpina* Jacq., *Chamaemelum pichleri* Boiss., *Soldanella pusilla* Bmg., *S. hungarica* Simonk., *Primula deorum* Vel., *P. minima* L., *Juncus trifidus* L., *Polygonum viviparum* L., *Empetrum nigrum* L., *Armeria rumelica* Boiss., *A. alpina* Willd., *Viola dacica* Borb., *V. biflora* L., *V. orbelica* Pancz., *Gentiana lutea* L., *G. punctata* L., *G. frigida* Hke., *G. pyrenaica* L., *G. nivalis* L., *G. verna* L., *G. ciliata* L., *Saxifraga bryoides* L., *S. stellaria* L., *S. rotundifolia* L., *S. carpatica* Rchb., *S. aizoon* Jacq., *S. baumgartenii* Schott., *S. androsacea* L., *S. cymosa* W. K., *S. moschata* Wulf, *S. adscendens* L., *S. oppositifolia* L., *Cerastium lanatum* Lam., *Alchemilla bulgarica* Rothm., *A. catachnoa* Rothm., *A. gracillima* Rothm., *Geum montanum* L., *G. coccineum* S. S., *G. reptans* L., *G. bulgaricum* Panč., *Dryas octopetala* L., *Antennaria dioica* Gaertn. var. *australis* Griseb., *Leontodon riliensis*

Hayek, *Hieracium bupleuroides* Gmel., *Veronica alpina* L., *V. baltamica* Velen., *V. bellidioides* L. и др. Очень редок в высокогорьях *Rhododendron kotschyi* Simk., встречающийся на горах Белмекен и соседних высотах.

В ледниковых озерах изредка встречается *Subularia aquatica* L., а по краям их произрастают пушицы *Eriophorum vaginatum* L., *E. polystachium* L., *E. latifolium* Hoppe, лютики *Ranunculus crenatus* W. K., *R. montanus* Willd., *Scirpus caespitosus* L., *Heliosperma quadrifidum* Rchb., *Parnassia palustris* L., *Pedicularis verticillata* L. и др.

Н. Стоянов и Б. Стефанов (1948) указывают для флоры Болгарии 3089 видов цветковых и высших споровых растений. На самом же деле количество видов здесь больше, так как эти авторы понимают виды в широком смысле. Из указанных ими видов на хребте Рыла в Болгарии произрастает 521 вид. Нами проведен ботанико-географический анализ видов, произрастающих на хребте Рыла. При анализе нами приняты те же географические элементы (геоэлементы), которые мы установили (Котов и Чопик, 1960) при анализе флоры украинских Карпат и добавили только Балканский тип геоэлемента, который выделили из средиземноморского и европейского типов. Растения, произрастающие на хребте Рыла, относятся к следующим географическим элементам:

1) Бореальный тип геоэлемента — 41 вид;

2) Европейский (неморальный) тип геоэлементов — 82 вида.

3) Высокогорный тип геоэлементов — 155 видов (в том числе 14 видов относятся к аркто-альпийскому элементу).

4) Средиземноморский тип геоэлементов — 160 видов.

5) Балканский геоэлемент — 83 вида в том числе болгарские эндемы — 2 вида (*Primula deorum* Vel. и *Rheum rhaponticum* L.) и эндемы Балканского полуострова в числе 7 видов (*Pinus peuce* Griseb., *Cytisus rhodopaeus* Wagn., *Verbascum jankaeanum* Panč., *Veronica saturejoides* Vis. var. *kelleri* Deg. et Urm., *Jasionella bulgarica* Stoj. et Steph., *Leontodon riliensis* Hayek. и *Crocus veluchensis* Herb., известный также в горах Фессалии). Последняя цифра несомненно занижена и при более критической обработке флоры Болгарии она несомненно увеличится.

Как справедливо указывает Н. Стоянов (1956), флористический анализ показывает родственные связи флоры болгарских гор с флорой Южных Карпат; свыше 80% видов, свойственных высокогорному поясу Рылы, Пирина и Западных Родоп, встречаются также в Южных Карпатах.

Интересно сравнить хребет Рыла с Украинскими Карпатами. Хребет Рыла каменистый, венчают его острые пики и гребни. Здесь нет того густого обильного субальпийского и альпийского разнотравья, что в Украинских Карпатах; растения на вершинах хребта Рыла произрастают разбросанно, и масса каменистых мест и осыпей лишена растительности. Поэтому на хребте Рыла мало аркто-альпийских видов, значительно меньше, чем в Украинских Карпатах. К аркто-альпийскому географическому элементу на хребте Рыле мы отнесли 14 видов, и в их числе — голарктические аркто-альпийские растения *Dryas octopetala* L., *Juncus trifidus* L., *Empetrum nigrum* L., *Viola biflora* L., *Gnaphalium supinum* L. и *G. norvegicum* Gunn. К палеарктическим аркто-альпийским растениям относятся *Juncus triglumis* L., *Pedicularis verticillata* L.; к амфиарктическо-альпийским растениям, произрастающим в европейской Арктике, на юге Гренландии и в восточной части Северной Америки, а также в горах Средней и Южной Европы, а иногда и в других горах Америки, мы относим *Selaginella selaginoides* (L.) Link, *Poa alpina* L., *Lloydia serotina* Rchb., *Salix herbacea* L., *Polygonum viviparum* L.и *Saxifraga aizoon* L.

Среди видов, относимых к высокогорному географическому элементу, общими растениями (кроме аркто-альпийских) для хребта Рыла и Украинских Карпат являются: *Pinus mughus* Scop., *Alnus viridis* DC., *Rosa pendulina* L., *Saxifraga cymosa* Wald. et Kit., *S. bryoides* L., *S. aizoon* Jacq., *Hypericum alpigenum* Kit., *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Rhododendron kotschyi* Simk., *Primula minima* L., *Gentiana lutea* L., *G. asclepiadea* L., *G. punctata* L., *G. ciliata* L., *Veronica baumgartenii* R. et Sch., *Euphrasia salisburgensis* Funk, *Rhinanthus alpinus* Baumg., *Campanula alpina* Jacq., *C. abietina* Gris.

Литература

Китанов Б. (1958). Растително географски условия на България. В кн.: К. Попов, Б. Китанов, Ив. Ганчев, А. Коцев. Ботаника. — Котов М. И. (1961). Высокогорная флора Украинских Карпат и генетические связи ее с флорами гор Европы, Кавказа и Азии. Тезисы докладов «Второе совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий». — Котов М. И. и В. И. Чопик. (1960). Основные черты флоры и растительности Украинских Карпат. В кн.: Флора и фауна Карпат. — Радков Ил. Н. (1953). Результати отприложението на голата сеч в иглолистните гори по северните разклонения на Сталинския дял в Рила планина. В сб.: Горскостопанство, 9. — Радков Й. Н. (1956). Типологически изучавания на иглолистните гори в Рила планина. — Русков М. (1935). Принос към изучаването на типовете насажденння в нашите иглолистни гори. Год. на Соф. унив., Агрономо-лесовъд. факульт., XIII, 2. — Русков М. (1942). Въерху възможността за флористично установяване на типове насадженння в нашите букови гори. Год. на Соф. унив., Агрономо-лесовъден. факульт., XX, 2. — Стефанов Б. (1943). Фитогеографски елементи в България. Сб. на БАН, XXXIX. — Стоянов Н. (1925). Въерху проэзхода на ксеротермния растителен елементи в България. Год. на Агр.-Лес. факульт., III, София. — Стоянов Н. (1939). Растительность на Бистришкия резерватъ. Сб. за защита на природата, II. — Стоянов Н. (1956). Ботанико-географический очерк Болгарии. Бот. журн., 8. — Стоянов Н. и Б. Стефанов. (1948). Флора на България. — Чалъков Йор и Ст. Аячин. (1953). Типологически различия в гората Белмекен. Сб. Горскостопанство, 9. — Horvat J., B. U. Pawlowski, J. Walas. (1937). Phytosoziologische Studien über die Hochgebirgsvegetation der Rila planina in Bulgarien. Bull. de l'Acad. polon. des Sciences et des lettres. — Simon T. (1958). Über die alpinen Pflanzengesellschaften des Pirin Gebirges. Acta Botanica Acad. Scient. Hungaricae, IV, 1—2.

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР,
г. Киев.

(Получено 3 VII 1963).

УДК 581.9 (471.342)

Ф. А. Александров

ТРИ НОВЫХ ВИДА РАСТЕНИЙ ДЛЯ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Во время флористических исследований на территории Кировской области в 1961—1962 гг. нам удалось найти три вида растений, не указанных для местной флоры предыдущими исследователями.

1. *Nardosmia laevigata* (Willd.) DC. не указана в работах, посвященных флоре Кировской области. Она произрастает в соседних Архангельской, Вологодской, Горьковской областях, в Коми АССР и в Удмуртской АССР, что видно из работ Д. С. Аверкиева, В. С. Говорухина, А. А. Нимвицкого и И. А. Перфильева.

В 1961 г. нардосмия была найдена мною на территории Просницкого совхоза Куменского района Кировской области. Она растет в сырых кочкарно-осоковых березняках, а также на сильно заболоченной топкой местности в белокрыльниково-калужницево-осоковой ассоциации. Нардосмия встречается сплошными зарослями в пойме левого берега р. Чепцы, недалеко от дер. Единение близ Крутого лога, по р. Проснице (по левому берегу) близ дер. Мокрушинцы и М. Баринцы; в пойме правого берега против секторов 15 и 16 Васькинского торфопредприятия и на участке от усадьбы совхоза «Перекоп» до дер. Ореховцы. Особенно большие заросли ее имеются около дер. Шамагичи и Пелевичи. В середине мая растения цвели и в середине июня плодоносили.

2. *Cardaria draba* (L.) Desv. найдена в двух местах: 1) около дер. Корчемкино южнее г. Кирова близ железнодорожной насыпи в большом количестве экземпляров и между с. Кстинино и дер. Глушиха Куменского района, недалеко от шоссейной дороги на склонах с выходами известняка. Во втором пункте растения были найдены в небольшом количестве. По наблюдениям, ведущимся в течение трех лет, растения обильно цветут и плодоносят. По-видимому, это заносное растение нашло для себя достаточно благоприятные условия.

3. *Alyssum gmelinii* Jord. et Fourr. произрастает на мощных известняковых обнажениях по берегу р. Немды близ дер. Буржата и Тяптичи Советского района. Мы дважды посетили эти места в начале сентября, в 1961 и в 1962 гг., в обоих случаях к этому времени растения закончили плодоношение.

Так же как и нардосмия, кардария и бурачок в региональных работах, посвященных флоре Кировской области, не указаны.

Литература

Аверкиев Д. С. (1938). Определитель растений Горьковской области. — Говорухин В. С. (1937). Флора Урала. — Нимвицкий А. А. (1905). Растения окрестностей города Глазова Вятской губернии. — Определитель высших растений Коми АССР. (1962). — Перфильев И. А. (1936). Флора северного края. Двудольные.

Кировское городское отделение
Всероссийского общества
охраны природы.

(Получено 2 X 1964).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 58.08 : 581.45

И. Н. Свешникова

ИССЛЕДОВАНИЯ ЛИСТЬЕВ ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ЭПИДЕРМАЛЬНО-КУТИКУЛЯРНЫМ МЕТОДОМ

Палеоботанические исследования последних лет показали, что точное определение ископаемых остатков растений в значительной степени зависит от всестороннего их изучения с применением не только морфологического, но и анатомического методов исследования. К последнему относится эпидермально-кутикулярный анализ листьев ископаемых растений. Изучение эпидерм имеет большое значение для систематики, эволюции и филогении растений. В Советском Союзе эпидермально-кутикулярный метод использовался давно (Залесский, 1918; Брик, 1925; Принада, 1928, и др.), но лишь с 1952 г. этот метод нашел широкое применение в палеоботанических работах, в связи с чем начали совершенствоваться уже известные и разрабатываться новые методики микроскопического исследования.

В настоящее время в Советском Союзе применяются следующие основные методы изучения эпидермы и кутикул листьев: а) мацерационный, б) пленочных оттисков, в) флуоресцентной микроскопии и г) метод изготовления поперечных срезов листа. Прежде чем перейти к изложению эпидермально-кутикулярных исследований, мы позволим себе кратко остановиться на особенностях каждого метода.

Мацерационный метод. В Советском Союзе этот метод не только был освоен, но и несколько усовершенствован. Вместо обычного использования бертолетовой соли и концентрированной азотной кислоты (смесь Шульце), в которую помещают ископаемый или современный лист, мы применяли еще и кипячение, т.е. исследуемые объекты кипятились в течение нескольких минут в азотной кислоте, а затем помещались в щелочь, окрашивались и заливались в глицерин-желатину, как обычно. Кипячение ускоряло реакцию и позволяло получить препарат в течение нескольких минут вместо многих часов и даже суток, затрачиваемых при изготовлении препаратов методом Шульце. Кипячение в азотной кислоте особенно эффективно при изготовлении эпидермальных препаратов современных листьев для эталонных коллекций. Для получения более качественных эпидермальных препаратов некоторые фитолеймы иногда вместе с породой помещались на 2—3 суток в плавиковую кислоту до воздействия смесью Шульце или кипячения в азотной кислоте. Этим достигалось растворение остатков породы на фитолейме и отделение фитолеймы от породы в случае, если механическое снятие углистой пленки невозможно. Дальнейшее мацерирование шло обычным путем. В некоторых случаях (Красилов, 1965б) окисление фитолейм проводится в 5%-м растворе гипохлорита натрия без дальнейшей обработки щелочью.

Метод пленочных оттисков с успехом применяется при изучении отпечатков палеозойских растений. При этом используются коллодийные пленки, предложенные еще в 1928 г. Р. Крейзелем (Krausel, 1928), а также пленки, изготовленные по рецепту Дарра (Darrah, 1952), состоящие из нитроцеллюлозы — 12—13%, азота — 115 г, бутил-ацетата — 1000 $см^3$, амилового спирта — 200 $см^3$, толуола — 100 $см^3$, обезвоженного касторового масла — 5 $см^3$. Эти пленки позволили М. Ф. Нейбург (1960) детально изучить внутреннюю структуру листостебельных мхов из Пермских отложений Ангариды.

Метод флуоресцентной микроскопии разработан В. Я. Александровым и Н. И. Свешниковой (1956). Метод применяется при изучении ископаемых листьев, сохранившихся в виде фитолейм, окаменелых древесин и ископаемых семян, при помощи люминесцентного микроскопа МЛ-1 и МЛ-2. При изучении эпидермального строения объекты укрепляются на столике микроскопа вместе с куском породы или же из фитолейм приготовляются временные и постоянные препараты. Для временных средой служит капля дистиллированной воды. Постоянные препараты приготовляются путем заключения объекта в акриловый клей между двумя покровными стеклами. Для возбуждения флуоресценции используются синие и ультрафиолетовые лучи, что достигается с помощью синего (ФС1) и ультрафиолетового (УФС3) фильтров. Защитными фильтрами служат тартрационовый и желтый (ЖС3 или ЖС18). Иногда для более четкой видимости фитолеймы перед просмотром окрашиваются флуорохромами (акридин-оранж, корифосфин и др.). В этом случае растворенный в воде краситель наносится на объект пипеткой, а через некоторое время смывается водой. При исследовании под флуоресцентным микроскопом используются обычные биологические объективы и окуляры.

Впоследствии метод флуоресцентной микроскопии был использован при исследовании углей разной степени метаморфизма из различных месторождений СССР (Любер и Свешникова, 1958). Он показал прекрасно выраженную способность к флуоресценции у бурых и слабо метаморфизированных каменных углей. Этот метод значительно ускоряет и удешевляет исследование углей, позволяя производить анализ на месте без предварительного изготовления шлифов.

Метод изготовления поперечных срезов. Для изучения кутикулы изготовляются поперечные срезы (Свешникова, 1955, 1963). Для этого листья ископаемых растений помещаются сперва в размягчающую смесь (спирт+глицерин+дистиллированная вода — 1 : 1 : 1) на 1—3 суток, после чего последовательно переносятся в 70° спирт на 24—28 час., в 96° спирт на 8—10 час., в абсолютный спирт на 8 час., в целлоидиновое масло на 3—24 суток, в хлороформ I (с примесью целлоидинового масла) на 1 сутки, в хлороформ II (без примеси целлоидинового масла) до погружения объекта, в парафин+хлороформ (1 : 1) на 24 часа, в парафин I (с примесью хлороформа) на 1 сутки и в парафин II (без примеси хлороформа) на 1 сутки. Проведенный таким образом материал заливается в парафин на деревянных блоках и режется на микротоме. Срезы должны быть не толще 8—12 μ. Полученные срезы приклеивают на предметные стекла, предварительно промытые теплой водой с содой и обезжиренные, для чего стекла помещают на сутки и более в хромовую смесь. Для того чтобы приклеить поперечные срезы, на предметное стекло наносят тонким слоем каплю яичного белка с глицерином (1 : 1) и лишь затем в каплю дистиллированной воды помещают срезы. Стекла с препаратами укладывают на электрический столик, чтобы расправить (но не расплавить) срезы, а затем, удалив фильтровальной бумагой лишнюю воду, ставят на 8 часов в термостат для просушки.

Освобождение от парафина и целлоидина происходит путем помещения стекол со срезами последовательно в ряд растворов: в бензол (толуол) на 1—20 мин., в 96° спирт на 20—30 мин., в абсолютный спирт —2 смены по 5 мин. каждая, в смесь спирта с эфиром (1 : 1) на 15—60 мин. или в метиловый спирт на 3—5 мин., в дистиллированную воду — 3 смены по 5 мин. каждая, в краситель — хризоидин+конго-рот на 1—5 мин., в дистиллированную воду — 3 смены по 5 мин. каждая, в 96° спирт на 15 мин., в абсолютный спирт на 20 мин., в карбол-ксилол (10 частей кристаллической карболовой кислоты, растворенной в 30 частях ксилола) на 1 мин., в ксилол на 15 мин. и заливают в канадский бальзам.

Более быстрый способ приготовления поперечных срезов состоит в следующем. Ископаемые или современные листья помещают в размягчающую смесь на 1—3 суток, а при кипячении — значительно меньше, затем промывают водой и на сутки помещают в 96° спирт, снова промывают водой и помещают в глицерин-желатину с повышенным содержанием желатины (6 частей желатины, 10 частей воды и 40 частей глицерина). В глицерин-желатине объекты содержатся до 3 суток в термостате при 56°, затем они приклеиваются горячей глицерин-желатиной на деревянные кубики и помещаются в 96° спирт на 1—3 суток. Далее объекты, заключенные в глицерин-желатину, режутся на микротоме (при резке нож нужно смачивать глицерином). Приготовленные таким образом срезы помещаются на стекло и заливаются в глицерин-желатину.

Листья современных растений можно резать от руки бритвой. Если материал сильно крошится, применяют одну из только что описанных методик.

Эпидермально-кутикулярные исследования листьев ископаемых и современных растений

Освоение и усовершенствование существующих, а также разработка новых методик позволили достаточно хорошо изучить эпидерму листьев палеозойских и мезозойских голосемянных, меловых и третичных покрытосемянных и особенно хвойных, определение которых по морфологическим признакам вегетативных органов наиболее трудно. Стало возможным изучать эпидермальное строение ископаемых растений, сохранившихся не только в виде растительного детрита, но и в виде отпечатков, покрытых фитолеймой и даже в виде отпечатков без фитолейм. Это расширило сведения о многих вымерших растениях.

Так, эпидермальный метод применялся Е. Ф. Чирковой-Залесской (1957) при определении растений из девона Урало-Поволжья. М. Д. Залесский (1918) занимался изучением эпидермального строения листьев палеозойских кордаитов. Этот же метод лег в основу работ М. Ф. Нейбург (1957, 1960), посвященных изучению палеозойских листостебельных мхов Кузбасса и Печоры, и работ сотрудницы Томского политехнического института М. Д. Парфеновой, изучающей палеозойские флоры Кузбасса. При изучении эпидермы листьев ископаемых растений из этого местонахождения с помощью коллодийных пленок М. Д. Парфеновой (1962) удалось показать на примере кордаита *Noeggerathiopsis*, что строение эпидермы различно у разных видов этого рода.

Широко использовал метод эпидермально-кутикулярного анализа С. В. Мейен (1963, 1964а, 1964б; 1964в) при изучении кордаитовых верхнего палеозоя Северной

Евразии. Исследование эпидерм листьев кордаитов в тесной связи с их морфологическим строением позволило по-новому взглянуть на эту интересную группу растений. Мейеном впервые предложена классификация ангарских, еврамерийских и гондванских кордаитов, в основу которой положено строение эпидерм их листьев.

Особенно широкое распространение эпидермально-кутикулярный метод получил при изучении мезозойских растений, так как материал из этих отложений характеризуется хорошей сохранностью: очень часто отпечатки покрыты фитолеймами или растительные остатки сохраняются в виде детрита. С помощью эпидермально-кутикулярного метода и с применением флуоресцентной микроскопии были открыты в юрских и нижнемеловых флорах роды и многие виды из *Cycadales*, *Bennettitales*, *Ginkgoales* и др. В 1928 г. В. Д. Принада применил этот метод при описании остатков *Phoenicopsis* из юрских отложений. А. И. Киричкова (1962) при обработке триасовой флоры Среднего Урала изучила эпидермальное строение листьев семенного папоротника *Lepidopteris ottonis* (Goepp.) Schimp. и цикадофита *Pterophyllum brannianum* (Goepp.) Schenk. В. П. Владимирович (1959) воспользовалась этим методом при изучении позднетриасовой—раннеюрской флоры Восточного Урала. Для всех исследованных ею видов ископаемых растений — *Uralophyllum krascheninnikovii* Krysht. et Pryn., *Ginkgoites donetziana* Pryn., *Phoenicopsis angustifolia* Heer, *Ph. rarinervis* Krysht. et Pryn., *Czekanowskia rigida* Heer, *Cz. setacea* Heer, *Podozamites distans* (Presl) A. Br., *Cycadocarpidium tricarpum* Pryn., *Furcula uralica* Pryn. — приводится при их описании строение эпидермы их листьев. Знакомство с анатомическим и морфологическим строением перышек семенного папоротника из бат-келловея Северного Кавказа позволило В. А. Вахрамееву и В. А. Самылиной (1958) отождествить его с европейским видом *Pachypteris lanceolata* Brongn. Г. В. Делле (1959а; 1959б; 1964) изучила строение эпидермы листьев ряда птеридоспермов, цикадовых и гинкговых из средней юры Ткварчельского угленосного бассейна (Кавказ). Это дало ей возможность высказать ряд интересных соображений об условиях их произрастания. Н. П. Гомолицкий (1962а, 1962б, 1963, 1965а, 1965б) воспользовался методом эпидермально-кутикулярного анализа при изучении мезозойской флоры Средней Азии. Отсюда из юрских отложений Ангрена (Гомолицкий 1962а, 1962б, 1963) были определены: *Hausmannia* aff. *leeiana* Sze, *Nilssoniopteris* aff. *taeniata* Samyl., *N. integrifolia* Gomol., *Pterophyllum oppositifolius* Gomol., *Cycadolepis* aff. *corrygata* Zeill., *Ginkgo* sp., *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket., *Phoenicopsis angustifolia* Heer, *Pseudotorellia* aff. *nordenskioldii* (Nath.) Florin, *Podocarpophyllum singulare* Gomol., *Taxus harrisii* Florin. Некоторые из этих растений, как например *Nilssoniopteris* aff. *taeniata* Samyl., который по искусственной классификации листьев ранее причислялся к *Cycadophyta*, теперь на основании эпидермально-кутикулярного анализа относится к естественному порядку *Bennettitales*. Из среднеюрских отложений Гиссарского хребта (Гомолицкий и др., 1962; Гомолицкий, 1965б) приводятся впервые для Средней Азии рр. *Pachypteris*, *Eretmophyllum* и *Pseudotorellia* с подробным описанием строения эпидермы их листьев. Всего же из мезозойских отложений Средней Азии Н. П. Гомолицкому (1965а) удалось изучить эпидермальное строение 47 видов, относящихся к 29 родам птеридоспермов, кейтониевых, беннеттитовых, цикадовых, гинкговых и хвойных. Весьма успешно применила метод эпидермально-кутикулярного анализа Э. Р. Орловская (1962) при определении остатков гинкговых из юрских отложений Казахстана. Она описала из Алакульского угленосного бассейна роды *Eretmophyllum* и *Pseudotorellia*, для установления которых должны привлекаться наряду с морфологическими и анатомические признаки. А. И. Киричкова (1960) на основании изучения анатомического строения листьев относит выделенный ею новый род *Reticulopteris* из верхнеюрских нижнемеловых отложений Восточного Урала к семенным папоротникам. В. А. Самылиной (1956а, 1956б, 1956в, 1956г, 1961, 1963) с помощью эпидермально-кутикулярного анализа и флуоресцентной микроскопии удалось установить систематическую принадлежность многих видов из *Cycadales* и *Bennettitales*, мезозойских растений нижнего течения р. Алдан. На основании особенностей как морфологических, так и анатомических ею был выделен новый род *Jacutiella*, относимый к порядку *Bennettitales* и ряд новых видов гинкговых, беннеттитовых, цикадовых и хвойных. Позже Самылина (1964) на основании эпидермального строения листьев определила из нижнемеловых отложений Зырянки *Nilssoniopteris prinada* Samyl., ранее относимый к формальному роду *Taeniopteris*. Из верхнеюрских и нижнемеловых отложений Буреинского бассейна М. П. Долуденко (Вахрамеев и Долуденко, 1961) определила цикадофиты и ряд гинкговых, среди последних *Pseudotorellia ensiformis* (Heer) Dolud., относимую ранее к подозамитам. Изучение строения эпидермы листа *Neozamites lebedevii* Vachr. из верхов нижнего мела Якутии (Вилюйская впадина) позволило В. А. Вахрамееву (1962) отнести род *Neozamites* к порядку *Bennettitales*. Большое внимание уделил эпидермальному анализу В. А. Красилов (1965б, 1965в) при исследовании раннемеловой флоры южного Приморья. Изучение строения эпидерм листьев многих видов папоротников, беннеттитовых, цикадовых и хвойных из этих местонахождений позволило ему уточнить систематическую принадлежность ряда растений.

Как уже отмечалось, особенно большое значение имеет эпидермально-кутикулярный анализ при определении хвойных, по которым до настоящего времени мы имели весьма ограниченный материал, касающийся их морфолого-анатомического строения. Многие мезозойские роды хвойных, такие, как *Elatocladus*, *Pityophyllum* и др., являются сборными и несомненно включают в свой состав ряд естественных таксонов. Но чтобы пролить свет на таксономию этих растений, необходимо изучить не только их морфологические признаки, но также и строение эпидермы их листьев. Уже в 1925 г.

М. И. Брик применила метод эпидермального анализа при описании *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew. из юрских отложений хребта Кара-Тау (Туркестан), сохранившихся в виде обугленных побегов. Н. П. Гомолицкий (1962б, 1964, 1965а), использовав этот метод, значительно расширил родовой состав хвойных для юрских отложений Средней Азии. Ему удалось впервые установить для этого района такие роды, как *Podocarpophyllum*,[1] *Torreya*, *Tomharrisia*, *Bilsdalea* и *Haiburnia*. На основании изучения эпидермы листьев рода *Ussuriocladus* из нижнемеловых отложений южного Приморья В. А. Самылина (1961) подтвердила его принадлежность к хвойным и сблизила этот род с сем. *Podocarpaceae*. В. А. Красилов (1965а; 1965в) также воспользовался этим методом при описании раннемеловых хвойных Южного Приморья. Изучение эпидермы их листьев позволило Красилову впервые установить в ископаемом состоянии представителей секций *Stachycarpus* и *Nagea* рода *Podocarpus*, расширить ареалы уже известных родов *Cephalotaxus*, *Torreya*, *Tomharrissia* и установить новый род *Araucaryodendron*, изучение эпидермы листьев которого дало основание говорить о родстве этого формального рода с современными представителями рр. *Araucaria* и *Agathis*.

С 1952 г. автором данной статьи проводились исследования позднемеловых и третичных хвойных с применением эпидермально-кутикулярного анализа. Нам удалось установить впервые для СССР род *Taiwania* из палеогеновых отложений Украины и верхнемеловых отложений Восточной Азии и роды *Cryptomeria* и *Cathaya* из плиоцена Кавказа (Свешникова, 1953, 1957, 1964; Свешникова в Колаковский, 1958), подтвердить наличие в третичных отложениях Вост. Сибири (р. Зея) рода *Metasequoia* (Свешникова, 1952), обнаружить в олигоцене Прибалтики рр. *Cunninghamia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* (Свешникова и Буданцев, 1959, 1960), совместно с П. И. Дорофеевым (Дорофеев и Свешникова, 1963) доказать присутствие в олигоцене Прибалтики остатков *Athrotaxis*, подтвердив этим факт существования последнего в третичных отложениях Европы. С помощью эпидермального анализа Т. Д. Колесниковой (1956) удалось подтвердить существование рр. *Sequoia* и *Glyptostrobus* в нижнемиоценовой флоре южных районов Башкирии. Эпидермально-кутикулярный метод дополнил наше представление об ареале рода *Sciadopitys* (*Sciadopitytes*), указав на его существование в юрских отложениях Украины (Самылина, 1963) и позднем мелу Урала (Дорофеев и Свешникова, 1959).

Одновременно с исследованием голосемянных, эпидермально-кутикулярным методом стали пользоваться при изучении третичных и позднемеловых покрытосемянных растений. З. И. Макарова (1957а; 1957б) использует этот метод при монографической обработке рода *Liquidambar*. А. К. Шакрыл (Шакрыл и Колаковский, 1958 г., 1959, 1962; Шакрыл, 1963, 1965) с помощью эпидермального анализа удалось установить в плиоценовой флоре Абхазии 25 видов лавровых, среди них *Laurus*, *Cinnamomum* и некоторые другие, а также искусственные роды *Cinnamomophyllum* и *Laurophyllum*. Л. Ю. Буданцев и И. Н. Свешникова (1964) привлекли этот метод при изучении эпидермы листьев некоторых представителей покрытосемянных из олигоцена Прибалтики. Г. Д. Пашков (1965) исследует эпидермальное строение листьев при описании новых видов рода *Rapanea* и *Viscum album* L. fossilis из сарматских отложений Западного Предкавказья, подтверждая этим принадлежность растительных остатков к родам, впервые встреченным на территории Советского Союза.

В заключение нужно сказать, что данные большинства приведенных выше работ вошли в сводку «Основы палеонтологии» (1963), где в XIV, а особенно в XV томе при описании голосемянных растений были использованы все новейшие исследования, посвященные строению эпидермы листьев ископаемых растений СССР.

Необходимость точного определения ископаемых растений дала толчок к более детальному изучению анатомо-морфологического строения листьев некоторых представителей современной флоры. А. Е. Бобровым (1962) было проведено сравнительное изучение эпидермы листьев *Cycadaceae*. Были исследованы эпидерма и кутикула 38 видов саговников, принадлежащих к 9 родам — *Bowenia* Hook., *Stangeria* Moore, *Cycas* L., *Macrozamia* Miq., *Zamia* L., *Dioon* Lindl., *Ceratozamia* Brongn., *Encephal arthos* Lehm. и *Microcycas* DC. В результате его работы выделен общий для всех саговниковых тип строения устьиц — тип «*Cycadaceae*», который характеризуется погруженными в ткань листа замыкающими клетками, наличием дорсальных и вентральных лигнифицированных пластин, а также приподнятостью концов замыкающих клеток по сравнению с их средней частью. А. Е. Бобровым был также составлен ключ для определения современных родов сем. *Cycadaceae*. И. Н. Свешниковой (1963) было изучено эпидермальное строение 16 видов, относящихся к 10 родам современных представителей сем. *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* (рр. *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Athrotaxis*, *Taiwania*, *Cunninghamia*), и составлен ключ для определения современных таксодиевых по строению эпидермы листа.

Учитывая нужды палеоботаников при определении третичных флор, появился ряд работ, посвященных изучению эпидермального строения покрытосемянных растений. А. А. Колаковский (1960) в работе «К истории бука в Евразии» подробно останавливается на строении эпидермы листьев современных видов этого рода. Исследованию строения эпидермы листьев рода *Magnolia* посвящена работа М. А. Барановой (1962), в которой автор приводит ключ для определения современных видов рода *Magnolia*, основанный на эпидермальном строении листьев, и устанавливает, что устьица рода

---

[1] К этому роду, судя по эпидермальному строению листьев, принадлежит и хвойное из среднеюрских отложений восточного склона Южного Урала, отнесенное А. И. Киричковой (1960) к *Elatocladus mesozoica*.

Magnolia и близких к нему родов *Mangletia* и *Talauma* относятся в основном к рубиацеоидному типу. А. К. Шакрыл (1963, 1965) исследовала эпидермальное строение 9 родов сем. *Lauraceae*, а именно: рр. *Aniba*, *Cinnamotum*, *Cryptocarya*, *Laurus*, *Lindera*, *Litsea*, *Neolitsea*, *Ocotea*, *Persea*. Она установила в пределах изученных родов и видов 5 типов устьиц: энциклоцитный, анамоцитный, парацитный, парацитоидный, гетероцитный и пришла к заключению, что диагностировать отдельные роды и виды этого семейства очень трудно, вследствие большого разнообразия эпидермальных структур и широко распространенного явления конвергентного сходства между ними. Изучая изменчивость анатомического строения листьев *Cinnamotum* и других представителей *Lauraceae*, Шакрыл (1960) установила значительное постоянство строения, что очень важно при выделении новых ископаемых видов этого семейства.

В последнее время эпидермальное строение листьев становится одним из признаков, без которого немыслима монографическая обработка того или иного таксона ископаемых растений.

Так, в результате монографической обработки сем. *Hamamelidaceae* появляется работа «Строение эпидермиса у представителей сем. *Hamamelidaceae*» (Скворцова, 1960). На основании строения эпидермы листа автор делит сем. *Hamamelidaceae* на 5 групп и отмечает, что для семейства характерен ранункулоидный, рубиацеоидный и кольцеклетный тип устьиц. Далее автор считает, что первый тип является более примитивным, рубиацеоидный — наиболее совершенным, а кольцеклетный тип устьиц — промежуточный между ранункулоидным и рубиацеоидным типами. При монографической обработке рода *Sassafras* появляется статья Н. Н. Имханицкой (1966), в которой автор указывает на четкое видовое различие эпидерм листьев у этого рода, что имеет большое значение при определении его ископаемых представителей.

Кроме исследования эпидермы, изучение ископаемых растений дало толчок к изучению советскими учеными строения устьичного аппарата покрытосемянных растений. До сих пор, как известно, английскими учеными Меткафом и Чоком (Metcalfe a. Chalk, 1950) было выделено 4 типа строения устьиц: ранункулоидный, или аномоцитный, круцифероидный, или анизоцитный, рубиациоидный, или парацитный и кариофилоидный, или диацитный. Советский исследователь А. Я. Штромберг (1956) на основании изучения строения устьиц покрытосемянных выделила новый — кольцеклетный, или энциклоцитный тип устьиц, при котором замыкающие клетки окружены побочными, образующими вокруг замыкающих сплошное кольцо. Этот тип обнаружен пока лишь у *Aquifoliaceae* (*Ilex colchica* Pojark.), *Myrtaceae* (*Eucalyptus lindleyana* DC., *E. gigantea* Hook. f.), *Celastraceae* (*Euonymus japonicus* L., *E. europaeus* L.). Несколько позже А. К. Шакрыл (1963) на основании исследования эпидермального строения современных лавровых выделила еще один тип устьиц — гетероцитный, характеризующийся наличием одной побочной клетки значительно меньшей величины, чем остальные побочные клетки, окружающие замыкающие.

Подводя общие итоги в области применения и развития эпидермально-кутикулярного метода в СССР нужно сказать, что этот метод расширил наше представление о видовом и родовом разнообразии ископаемых флор. В дальнейшем необходимо наряду с широким использованием эпидермально-кутикулярного анализа при обработке ископаемых растительных остатков идти по линии разработки и усовершенствования методик, широко применяя новую микроскопическую технику.

Литература

Александров В. Я. и И. Н. Свешникова. (1956). Применение флюоресцентной микроскопии в палеоботанике. Бот. журн., 2. — Баранова М. А. (1962). Строение устьиц и эпидермальных клеток листа у магнолий в связи с систематикой рода *Magnolia* L. Бот. журн., 8. — Бобров А. Е. (1962). Сравнительное изучение эпидермиса и устьиц листьев семейства *Cycadaceae*. Бот. журн., 6. — Брик М. И. (1925). О некоторых юрских хвойных растениях из Туркестана. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., 10. — Буданцев Л. Ю. и И. Н. Свешникова. (1964). Третичная флора Калининградского полуострова, ч. IV. Тр. БИН, сер. 8, Палеоботаника, 5. — Вахрамеев В. А. (1962). Новые раннемеловые цикадофиты Якутии. Палеонт. журн., 3. — Вахрамеев В. А. и М. П. Долуденко. (1961). Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. Тр. Геолог. Инст., 54. — Вахрамеев В. А. и В. А. Самылина. (1958). Первая находка в СССР представителя рода *Pachypteris*. Бот. журн., 11. — Владимирович В. П. (1959). К изучению позднетриасовой —раннеюрской флоры Восточного Урала. Бот. журн., 4. — Гомолицкий Н. П. (1962а). Применение эпидермального анализа в изучении ископаемых растений Ангрена. Доклады палеоботанической конференции. — Гомолицкий Н. П. (1962б). *Podocarpophyllum* — новый род хвойных из юрских угленосных отложений Ангрена в Средней Азии. Бот. журн., 7. — Гомолицкий Н. П. (1963). О строении эпидермы *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. Бот. журн., 12. — Гомолицкий Н. П. (1964). Новые юрские хвойные из юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Бот. журн., 10. — Гомолицкий Н. П. (1965а). Юрская флора Яккабагских гор (Средняя Азия). Автореферат диссерт. — Гомолицкий Н. П. (1965б). Новые среднеюрские папоротники и гинкговые из Гиссарского хребта. Палеонт. журн., 1. — Гомолицкий Н. П., В. В. Курбатов, Т. А. Сикстель. (1962). Новые материалы к характеристике рода *Pachypteris* (папоротникообразные). Палеонт. журн., 2. —

Делле Г. В. (1959а). Гинкговые *Ginkgoales* из юрских отложений Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. Бот. журн., 1. — Делле Г. В. (1959б). Новый род *Ptiloctenia* из юрских отложений Закавказья. Бот. журн., 6. — Делле Г. В. (1964). Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье). Автореферат диссерт. — Долуденко М. П. (1963). Новый вид *Sciadopitytes* из юрских отложений Западной Украины. Палеонт. журн., 1. — Дорофеев П. И. и И. Н. Свешникова. (1959). О находке остатков рода *Sciadopitys* Sieb. et Zucc. в верхнемеловых отложениях Урала. ДАН СССР, 128, 6. — Дорофеев П. И. и И. Н. Свешникова. (1963). О представителях рода *Athrotaxis* из палеогена Калининградской области. Палеонт. журн., 2. — Залесский М. Д. (1918). Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас. Тр. Геолог. ком. Нов. серия, 174. — Имханицкая Н. Н. (1966). К строению эпидермы листа современных и ископаемых представителей рода *Sassafras* (*Lauraceae*). Бот. журн., 1. — Киричкова А. И. (1960). Два новых вида растения из мезозойских отложений Восточного Урала. ДАН СССР, 131, 4. — Киричкова А. И. (1962). Новые материалы к триасовой флоре Среднего Урала. Палеонт. сб. 3, 196. — Колаковский А. А. (1960). К истории бука в Евразии. Тр. Моск. общ. испытат. природы, III. — Колаковский А. А. и А. К. Шакрыл. (1958). Новое лавровое в плиоценовой флоре Дуаба. Сообщ. Груз. ССР, 21 (1). — Колесникова Т. Д. (1956). К флоре буроугольных отложений Башкирии. ДАН СССР, 111, 3. — Красилов В. А. (1965а). Араукариевые из нижнего мела Приморья. Палеонт. журн., 2. — Красилов В. А. (1965б). Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. Автореферат диссерт. — Красилов В. А. (1965в). Новые хвойные из нижнемеловых отложений Приморья. Бот. журн., 10. — Любер А. А. и И. Н. Свешникова. (1958). Применение флуоресцентной микроскопии при исследовании ископаемых углей. Бот. журн., 7. — Крейзель Р. (1932). Методы палеоботанического исследования. — Макарова З. И. (1957а). К истории рода *Liquidambar* L. Бот. журн., 8. — Макарова З. И. (1957б). Род *Liquidambar* в прошлом и настоящем. Автореферат диссерт. — Мейен С. В. (1963). Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов. Палеонт. журн., 3. — Мейен С. В. (1964а). О морфологии, анатомии и номенклатуре ангарогондванского рода *Noeggerathiopsis*. Докл. сов. геологов к Международн. геолог. конгрессу. В сб. «Гондвана». — Мейен С. В. (1964б). Ангарские кордаиты (методы исследования, принципы систематики и основные этапы эволюции). Тез. X сесс. Всес. палеонт. общ., 3—8 февр. — Мейен С. В. (1964в). Изучение эпидермиса кордаитов из Кузнецкого бассейна (опыт подродовой классификации). Бот. журн., 11. — Мейен С. В. (1964 г.). Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). Автореферат диссерт. — Нейбург М. Ф. (1957). Открытие листостебельных мхов в пермских отложениях СССР. ДАН СССР, 107, 2. — Нейбург М. Ф. (1960). Листостебельные мхи из Пермских отложений Ангариды. Тр. Геолог. инст., 19. — Основы палеонтологии. (1963). XIV, XV. — Орловская Э. Р. (1962). Находки *Pseudotorellia* и *Eretmophyllum* в юрских отложениях Казахстана. Бот. журн., 10. — Парфенова М. Д. (1962). Об анатомическом строении верхнепалеозойских растений Кузбасса. Доклады палеоботанической конференции. — Пашков Г. Д. (1965). Находки новых растений сарматской флоры Западного Предкавказья. Бот. журн., 8. — Принада В. Д. (1928). О строении кутикулы у листьев *Phoenicopsis*. Изв. Геолог. ком., 47, 4. — Самылина В. А. (1956а). Два новых вида гинкговых из нижнемеловых отложений р. Алдана. Бот. журн., 10. — Самылина В. А. (1956б). Эпидермальное строение листьев рода *Sphenobaiera*. ДАН СССР, 106, 3. — Самылина В. А. (1956в). Новые цикадофиты из мезозойских отложений р. Алдана. Бот. журн., 9. — Самылина В. А. (1956 г.). Мезозойская флора нижнего течения р. Алдана. Автореферат диссерт. — Самылина В. А. (1961). Новые данные о нижнемеловой флоре южного Приморья. Бот. журн., 4. — Самылина В. А. (1963). Мезозойская флора нижнего течения Алдана. Тр. БИН, сер. 8, Палеоботаника, 4. — Самылина В. А. (1964). Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угленосный бассейн), ч. I. Хвощевые, папоротники, цикадовые, беннеттитовые. Тр. БИН, сер. 8, — Палеоботаника, V. — Свешникова И. Н. (1952). Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои. ДАН СССР, 84, 1. — Свешникова И. Н. (1953). Находка рода *Cryptomeria* Don в мэотических отложениях Грузии. ДАН СССР, 92, 2. — Свешникова И. Н. (1955). К методике исследования эпидермиса и кутикул ископаемых и современных хвойных. Бот. журн., 4. — Свешникова И. Н. (1957). К эоценовой флоре юго-западной Украины. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. — Свешникова И. Н. (1963). Определитель современных и ископаемых представителей *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* по эпидерме листьев. Тр. БИН, сер. 8, Палеоботаника, IV. — Свешникова И. Н. (1964). Представитель рода *Cathaya* (*Pinaceae*) из плиоцена Абхазии. Палеонт. журн., 2. — Свешникова И. Н. и Л. Ю. Буданцев. (1959). Третичная флора Калининградского полуострова, I. Бот. журн., 2. — Свешникова И. Н. и Л. Ю. Буданцев. (1960). Третичная флора Калининградского полуострова, III, 6. — Свешникова И. Н. в: А. А. Колаковский. (1958). Первое дополнение к Дуабской плиоценовой флоре — хвойные. Тр. Сухумск. бот. сада, IX. — Скворцова Н. Т. (1960). Строение эпидермиса у представителей сем. *Hamamelidaceae*. Бот. журн., 5. — Чиркова-Залесская Е. Ф. (1957). Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. — Шакрыл А. К. (1960). Изменчивость эпидермиса листьев камфорного лавра. Сообщ. АН ГрузССР, 24, 1. — Шакрыл А. К. (1963). Эпидермис лавровых для диагностики современных и ископаемых видов. Автореферат диссерт. — Шакрыл А. К. (1965). Эпидермис лавровых для диагностики некоторых современных и ископаемых видов. — Шакрыл А. К. в: А. А. Колаковский. (1959). Второе дополнение к Кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, 12. — Шакрыл А. К. в: А. А. Колаковский. (1962). Понтическая флора Пицунды. Тр. Сухумск. бот. сада, 14. — Штромберг А. Я. (1956). К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений. Сб. трудов Тбилисск. научно-исслед. химико-фармацевтич. инст., VIII. — Darrah W. C. (1952). The Materials and Methods of Palaeobotany. The Palaeobotanist, I. — Krausel R. (1928.). Die paleobotanischen Untersuchungsmethoden. — Metcalfe C. K. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons, I.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 XI 1965).

УДК 581.174 : 581.132

З. М. Эйдельман и О. Ф. Попова

О РАЗВИТИИ ФОТОХИМИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПЛАСТИДЫ В ПРОЦЕССЕ ЗЕЛЕНЕНИЯ

Изучение процесса становления пластиды при зеленении позволяет в физиологических условиях выяснять характер взаимосвязи между процессами биосинтеза пигментов, формированием ультратонкой структуры и развитием фотохимической активности пластиды.

Новейшими исследованиями выяснено, что при освещении этиолированных проростков почти одновременно начинается биосинтез хлорофилла и формирование сложной ультраструктуры зеленой пластиды (Klein, 1960, 1962а, 1962б; Wettstein, 1961; Virgin и др., 1963). Однако зависимости между динамикой образования хлорофилла, формированием ультраструктуры в процессе зеленения и развитием фотохимической активности пластиды еще мало изучены (Попова и др., 1964; Anderson a. Boardman, 1964а). Между тем исследование взаимосвязей, возникающих в процессе развития всех функций при формировании зеленой пластиды имеет большое значение для раскрытия сущности первичных реакций фотосинтеза.

I. Биосинтез пигментов и формирование ультратонкой структуры пластиды в процессе зеленения. Исследованиями последних лет детально выяснен механизм биосинтеза зеленых пигментов. Общепризнавным является представление о двух этапах биосинтеза хлорофилла в процессе зеленения этиолированных листьев (Годнев, Шлык, Ляхнович, 1957; Литвин и Красновский, 1957; Shibata 1957; Wolf a. Price, 1957; Virgin, 1960; Власенок, Шлык, 1963; Воробьева и др., 1963; Годнев и др., 1963). Изучение этого процесса в интактных листьях с помощью чувствительных спектральных методов и сочетание их с химическими методами позволило доказать, что на первом этапе, на свету, образуется хлорофиллид. На втором этапе происходит его фитолизация и образование хлорофилла. Выяснено, что первая стадия проходит почти мгновенно (в течение секунд или долей секунды), а для прохождения второй, темновой стадии, требуется около 40—60 мин. (Wolf a. Price, 1957; Butler, 1960; Virgin, 1960).

Электронномикроскопическое исследование процесса развития пропластиды у этиолированных проростков обнаружило, что по мере роста в темноте образуются первичные, однако еще мало дифференцированные структуры (Hodge, 1959; Mühlethaler a. Frey-Wissling, 1959; Eilam a. Klein, 1962; Klein и др., 1964; Stern и др., 1964, и др.). Вместе с тем было выяснено, что с увеличением возраста происходит изменение фоточувствительности пропластид, что и обусловливает различие их способности к зеленению (Klein, и др., 1963).

В процессе зеленения происходит постепенное усложнение структур. На первом этапе прохождение начальных стадий развития ультраструктуры (распад трубочек на отдельные пузырьки и образование цепочек из них) сопряжено с фотохимическим образованием хлорофиллида. Эти стадии кратковременны и не зависят от температуры. Последующие этапы развития тесно связаны с фитолизацией хлорофиллида и превращением его в хлорофилл; они завершаются образованием ламелл и гран. Работами Клейна (Klein, 1960, 1962а, 1962б) и Эйлама и Клейна (Eilam a. Klein, 1962) обнаружено, что при блокировании биосинтеза хлорофилла на этапе образования хлорофиллида задерживается развитие структуры пластиды.

В отличие от первых стадий, формирование ламелл и гран зависит от температуры и требует более длительного освещения, в период которого завершается фаза задержки биосинтеза хлорофилла в процессе зеленения (Virgin и др., 1963). В ряде исследований, однако, показано, что длительность фазы задержки, как и интенсивность синтеза хлорофилла, могут быть изменены под влиянием таких факторов, как: предварительная обработка светом (Withrow и др., 1956; Liverman, 1960; Sisler a. Klein, 1963), питание углеводами (Wolf a. Price, 1960) и действие ионизирующей радиации (Gailey a. Tolbert, 1958; Price a. Klein, 1962). Естественно предположить, что все эти факторы должны оказать влияние и на динамику формирования ультраструктуры, развивающейся в процессе зеленения пластиды.

Роль желтых пигментов пластиды и их участие в формировании ультратонкой структуры и развитии фотохимической активности пластиды в процессе зеленения еще мало изучены.

В настоящее время выяснено, что в этиолированных проростках синтезируется значительное количество ксантофиллов, содержание которых не возрастает заметно в течение первых часов зеленения (Strain, 1938; Гудвин, 1954; Ходжаев, 1963; Wolf, 1963). Установлено также, что на ранних этапах зеленения (после 30—60 мин.) ксантофиллы включаются в фитохромопротеидные комплексы развивающейся пластиды и участвуют в осуществлении фотохимических реакций (Butler, 1960, 1961; Ходжаев, 1963; Эйдельман и Ходжаев, 1963, 1964). Эти новые данные противоречат утверждению Сейгер (Sager, 1959) о том, что желтые пигменты включаются в состав сложных комплексов пластиды только после 5 часов освещения, когда ламеллярные структуры уже сформировались.

В связи с приведенными фактами, в дальнейших исследованиях представляет интерес выяснить возможность участия желтых пигментов не только в развитии фотохимической активности, но и в формировании структур пластиды на первых этапах ее становления.

II. Развитие фотохимической активности пластиды в процессе зеленения. Разработка вопросов, связанных с выяснением начала осуществления и развития фотохимической активности пластиды в процессе зеленения, была начата в конце прошлого столетия и проводится интенсивно и в настоящее время (Engelmann, 1881; Ewart, 1897; Irving 1910; Briggs, 1920, 1922; Inmann, 1935; Blaauw-Iansen и др., 1950; Smith и др., 1952; Smith, 1954; Tolbert a. Gailey, 1955; Доман и др., 1961; Gabrielsen и др., 1961; Goedheer, 1961; Madsen, 1960, 1962, 1963; Biggins a. Pakr, 1962; Эйдельман и Ходжаев 1963, 1964; Boardman a. Anderson, 1964a, Shen a. Hung, 1964, и др.). В работах, проведенных в последние 10—15 лет, изучение развития фотохимической активности пластиды в процессе зеленения проводилось в тесной связи с исследованиями динамики биосинтеза пигментов зеленых пластид, и только в отдельных работах — в зависимости от усложнения их ультраструктуры (Virgin, и др., 1963; Попова и др., 1964).

1. Формирование оптических свойств. Одними из важнейших условий, обеспечивающих развитие фотохимической активности пластиды в процессе зеленения является возникновение способности поглощать физиологически активную радиацию. Работами Тагеевой с сотрудниками (1962) было выяснено, что нарастание способности зеленеющих листьев поглощать лучистую энергию в красной и синей областях спектра, а также изменение степени отражения и пропускания света тесно связаны с повышением содержания пигментов и усложнением ультратонкой структуры пластиды. При этом было показано, что хорошо выраженная способность поглощать свет обнаруживается еще до того, как степень дифференцирования ультраструктуры, а также содержание хлорофилла и каротиноидов достигли наивысшего уровня.

2. Развитие способности к фотохимическому выделению кислорода в процессе зеленения. Блау-Янсен и сотрудники (Blaauw-Jansen и др., 1950) исследовали зависимость начала осуществления и нарастания активности фотохимического выделения кислорода от динамики биосинтеза хлорофиллов «a» и «b» у зеленеющих проростков овса. Ими было показано, что начало осуществления реакций выделения O_2 обнаруживается лишь после 90 мин. освещения этиолированных проростков. При такой экспозиции на свету количество хлорофилла «a» было равно приблизительно 20 мкг/г, а хлорофилл «b» количественно еще не мог быть определен. Максимальный уровень фотосинтеза был найден после 6—7 часов освещения, когда отношение хлорофиллов «a» и «b» приблизилось к норме. Представляет также интерес тот факт, что в опытах этих авторов периоду задержки синтеза хлорофилла в процессе зеленения соответствовала и задержка повышения активности выделения O_2. Аналогичная зависимость была обнаружена в позднейших исследованиях при изучении динамики синтеза хлорофилла и развития ламеллярных структур в процессе зеленения. (Virgin, и др., 1963; Stern и др., 1964; Boardman a. Anderson, 1964a).

Исследованиями Смита (Smith, 1954) было выяснено, что начало осуществления реакций, связанных с фотохимическим выделением O_2, отстает от динамики биосинтеза хлорофилла при зеленении этиолированных проростков овса. Только после 30—50-минутной экспозиции на свету было обнаружено выделение кислорода, в то время как хлорофилл образовался в заметном количестве уже после 5—10 мин. освещения. При чередовании коротких периодов освещения (10 мин.) с длительными периодами темноты (110 мин.) интенсивность выделения кислорода резко возрастала. Особенно сильно она была выражена в вариантах опыта, в которых 5-минутные экспозиции на свету были даны до и после периода темноты. При этом содержание хлорофилла, однако, не возрастало.

Одной из причин отставания начала выделения O_2 от зеленения, по мнению Смита, является недостаточная активность хлорофилла, образующегося из первичного протохлорофилла в начальный период зеленения. Поддержкой этого предположения, по мнению автора, являются результаты исследований А. А. Красновского и Л. М. Кособуцкой (1952), которые обнаружили, что новообразовавшийся хлорофилл отличается по своим оптическим и фотохимическим свойствам от форм зеленых пигментов, образующихся в последующие этапы их биосинтеза.

Дальнейшими исследованиями Красновского и сотрудников с помощью более чувствительных методов детально был выяснен характер изменения спектральных и фотохимических свойств хлорофилла «а» в процессе зеленения. Сдвиг максимума поглощения хлорофилла в процессе его биосинтеза изучался в интактных зеленеющих листьях. Было обнаружено, что изменение спектральных свойств коррелирует с повышением фотостабильности и фотохимической активности хлорофилла «а» (Красновский и Быстрова, 1961; Воробьева и др., 1963). Авторы высказали предположение, что одной из причин сдвига максимума поглощения и изменения фотохимической активности новообразующегося хлорофилла может стать видоизменение связей в пигментно-протеидных комплексах и их структуры.

Эти новые данные также, однако, не могут целиком объяснить причины резкого увеличения фотохимической активности пластиды при более короткой экспозиции этиолированных проростков на свету (5 мин.), чередуемой с длительным периодом темноты (в опытах Смита, 1954).

Нам представляется, что результаты, полученные Смитом (1954, 1961), могут быть объяснены на основе современных представлений о последовательности биосинтеза хлорофилла. Как уже было указано, на первом этапе биосинтеза происходит образование хлорофиллида (световая стадия), на втором — фитолизация его и образование хлорофилла (темновая стадия). Фотохимическая стадия происходит почти мгновенно, а темновая стадия для своего осуществления требует около 40—60 мин. Это позволяет предположить, что одной из основных причин задержки начала осуществления реакций фотохимического выделения O_2 на первых этапах зелененения может стать накопление хлорофиллида, без соответствующего превращения в хлорофилл. В тех же опытах Смита, в которых освещение чередуется с темнотой, создаются условия для эстерификации хлорофиллида и превращения его в хлорофилл, что и могло стать причиной возрастания фотохимической активности пластиды и интенсивности выделения кислорода.

При обсуждении вопроса об условиях, которые могут играть роль в развитии способности к фотохимическому выделению O_2 при зеленении, Смит (1961) обращает внимание на возможное значение ряда других внутриклеточных факторов, в частности синтеза биологически активных веществ, ферментов, а также каротиноидов. Формированию высокоорганизованных структур в развивающихся при зеленении пластидах автор не придает первостепенного значения, ссылаясь на наблюдения ряда исследователей, обнаруживших, что реакция Хилла может осуществляться в дигитониновых экстрактах, содержащих хлорофиллы и каротиноиды, связанные с белками и липоидами (Oversole a. Wolken, 1958 г.), а также в фрагментах хлоропластов (Sauer a. Calvin, 1962).

3. Развитие способности к осуществлению фотохимического превращения ксантофиллов в процессе зеленения. Многими авторами было обнаружено, что в этиолированных проростках различных видов растений содержится значительное количество ксантофиллов (Strain, 1938; Гудвин, 1954; Ходжаев, 1963; Wolf, 1963). Однако до появления хлорофилла не происходит их включение в фотохромопротеидные комплексы развивающейся пластиды и не осуществляется их участие в фотохимических реакциях (Эйдельман и Ходжаев, 1963, 1964). По наблюдениям Батлера (Butler, 1960, 1961), резонансный перенос энергии от каротиноидов к хлорофиллу начинается только при чередовании кратковременного освещения этиолированных листочков фасоли (20 сек.) значительно более длительным периодом темноты (40—60 мин.). В вариантах опытов, в которых листочки подвергались только действию света или действию освещения, чередуемого кратковременным периодом темноты (до 10 мин.), полосы возбуждения каротиноидов в спектре возбуждения флуоресценции хлорофилла «а» были слабо выражены. Развитие способности к резонансному переносу энергии между каротиноидами и хлорофиллом при чередовании коротких периодов освещения и длительных периодов темноты, по предположению Батлера, связано с созданием условий для осуществления реакций фитолизации хлорофиллида. Образование хлорофилла, по-видимому, обеспечивает возможность включения липофильных каротиноидов в формирующиеся при зеленении фитохромопротеидные комплексы пластиды. Можно также предположить, что после эстерификации становится возможным образование пи-комплексов между зелеными и желтыми пигментами, в которых наиболее эффективно может осуществляться резонансный перенос энергии (Calvin, 1955). Следует отметить, что в работах Эйдельман и Ходжаева (1963, 1964) получили подтверждение выводы Батлера о включении каротиноидов в состав образующихся фитохромопротеидных комплексов на ранних этапах развития пластиды. Вместе с тем ими было выяснено, какие именно каротиноиды принимают участие в развитии фотохимической активности хлоропласта; так было обнаружено, что уже на ранних этапах зеленения система лютеин—виолаксантин активируется и становится способной к взаимопревращению на свету и в темноте.

Выводы Батлера находят также подтверждения в исследованиях Красновского и его сотрудников (Красновский и Кособуцкая, 1953; Красновский, и др., 1957; Воробьева и др., 1963, и др.), обнаруживших постепенное развитие устойчивости новообразовавшегося хлорофилла к выцветанию. Падение кривой, иллюстрирующее фотохимическое окисление хлорофилла, эти авторы ставят в зависимость от эстерификации хлорофиллида, а также от превращения мономерной формы хлорофилла в агрегированную. Следует отметить, что условия, требуемые для этих этапов биосинтеза хлорофилла, аналогичны тем, при которых проявляется способность зеленеющих листочков к резонансному переносу энергии между каротиноидами и хлорофиллом (Butler, 1960, 1961).

Исследования Батлера, как это уже ранее указывалось, были направлены на изучение развития способности к резонансному переносу энергии от каротиноидов к хлорофиллу. В более поздних работах была поставлена задача выяснить условия, обеспечивающие развитие способности (в процессе зеленения) к переносу энергии от возбужденного светом хлорофилла к ксантофиллам (Эйдельман и Ходжаев, 1963, 1964) Возможность переноса энергии от хлорофилла к каротиноидам была теоретически обоснована Платтом (Platt, 1959). Вместе с тем в ряде работ Сапожникова с сотрудниками, а также зарубежных исследователей было доказано участие ксантофиллов в фотохимических реакциях кислородного звена фотосинтеза (Сапожников и др., 1957, 1964, Сапожников, 1961, 1965; Blass, 1961 и др., 1959; Jamamoto, и др., 1962). В одной из этих работ развиты представления о том, что квант света, поглощенный хлорофиллом, приводит в возбужденное состояние всю фитохромопротеидную молекулу, следствием чего и является осуществление световой реакции взаимопревращения ксантофиллов (Сапожников, 1965). Эти представления, как и доказательство зависимости начала осуществления реакций взаимопревращения ксантофиллов от появления хлорофилла в процессе развития пластиды, также могут служить поддержкой положения о возможности переноса энергии от хлорофилла к каротиноидам.

В наших работах было обнаружено, что фотохимическое взаимопревращение ксантофиллов в зеленеющих проростках кукурузы, подсолнечника, фасоли не может осуществляться до появления хлорофилла, несмотря на то, что система лютеин—виолаксантин уже как бы заранее была заготовлена в этиолированных растениях (Эйдельман и Ходжаев, 1963). При этом было выяснено, что у проростков одних видов растений, например у семядолей подсолнечника, начало осуществления световой реакции взаимопревращения ксантофиллов почти совпадало с появлением хлорофилла; у листьев же проростков кукурузы начало проявления этой реакции отставало от накопления хлорофилла. Более детальный анализ динамики биосинтеза хлорофилла и световой реакции взаимопревращения ксантофиллов у проростков изучавшихся видов растений показал, что у семядолей подсолнечника быстрей заканчивается период задержки синтеза зеленых пигментов и соответственно ранее достигается максимальный уровень световой реакции превращения ксантофиллов по сравнению с листочками кукурузы. Более быстрое развитие фотохимической активности пластиды, по-видимому, связано с тем, что в семядоле, специализированной не только для фотосинтеза, но и для отложения запасных веществ, лучше обеспечены процессы возобновления протохлорофилла и все этапы превращения его в хлорофилл, чем в листьях зеленеющих проростков кукурузы. Данные, полученные в новейших исследованиях, подтверждают значение питательных веществ семядолей для интенсивности синтеза хлорофилла в листьях зеленеющих проростков (Sisler a. Klein, 1963). В работе этих авторов показано также значение воздействия красным светом для снятия периода задержки синтеза хлорофилла в процессе зеленения. Длительность же периода задержки, по наблюдениям Гудхира (Goedheer, 1961), определяет интенсивность осуществления фотохимических реакций, связанных с выделением O_2 у зеленеющих проростков.

В опытах с прерывистым освещением (Эйдельман и Ходжаев, 1964) было обнаружено, что при чередовании света и темноты световая реакция превращения ксантофиллов проявляется уже после 10 мин. экспозиции на свету, но при условии чередования света периодом темноты. В вариантах опытов, где 10, 20 или 30 мин. света прерываются периодом темноты, показатель светового эффекта достигает значительной величины (30—33, максимальный же уровень достигает величины 45—50). Эти данные показывают, что интенсивность световой реакции превращения ксантофиллов зависит не только от окончания периода задержки биосинтеза хлорофилла, но и от других условий внутренней среды развивающихся пластид. Авторы этих работ предположили, что на первых этапах зеленения большое значение для начала осуществления фотохимических реакций превращения ксантофиллов может иметь темновая стадия биосинтеза хлорофилла — превращение хлорофиллида в хлорофилл. Эта вероятная зависимость может быть связана с тем, что этап фитолизации необходим для обеспечения возможности включения липофильных ксантофиллов в фитохромопротеидные комплексы, развивающиеся в процессе зеленения пластиды.

Экспериментальная проверка этого предположения показала, что при чередовании световых и темновых периодов содержание хлорофиллида в этиолированных листьях проростков кукурузы заметно снижается; образующийся хлорофилл, по-видимому, обеспечивает не только включение ксантофиллов в фитохромопротеидные комплексы, но и «пуск» реакции их взаимопревращения. Следует при этом отметить, что в вариантах опытов с прерывистым освещением, при котором происходит заметное увеличение показателя светового эффекта реакции превращения ксантофиллов, соответствующего снижения процентного содержания хлорофиллида не обнаруживается. Эти факты могут быть двояко истолкованы. Можно предположить, что количество образовавшегося хлорофилла «а» является достаточным для обеспечения включения липофильных ксантофиллов в формирующиеся сложные комплексы пластиды и для начала их фотохимического взаимопревращения. Можно также предположить, что для повышения активности световой реакции превращения ксантофиллов требуются еще и другие условия, возникающие в процессе формирования пластиды при зеленении. В частности, такими важными факторами внутренней среды могут быть: различие спектральных свойств и фотохимической активности форм хлорофилла «a», уровень биосинтеза хлорофилла «b», степень упорядоченности ультраструктуры развивающейся пластиды и др.

4. Значение уровня биосинтеза хлорофилла «b» для начала осуществления фотохимического превращения ксантофиллов при зеленении. Предположение о сопряженности фотохимического превращения ксантофиллов с динамикой биосинтеза хлорофилла «b» возникло в связи с тем, что в новейших исследованиях получен ряд экспериментальных доказательств в пользу представлений об участии этого пигмента в реакциях фотоокисления воды (Meyers a. Frensch, 1960; Tagawa и др., 1963; Witt и др., 1963; Rumberg, 1964; Boardman a. Anderson, 1964б), т. е. об участии его в тех звеньях фотосинтеза, в которых важнейшую роль играет и система лютеин—виолаксантин. Экспериментальная проверка этого предположения на этиолированных проростках кукурузы и подсолнечника, которые зеленели в условиях непрерывного и прерывистого освещения, показала, что начало осуществления световой реакции взаимопревращения ксантофиллов и достижение относительно высокого уровня ее может происходить при наличии небольших количеств хлорофилла «b». Достижение же максимального уровня этой реакции, свойственного листьям проростков кукурузы (или семядольным листочкам проростков подсолнечника), совпадает с моментом заметного усиления интенсивности биосинтеза хлорофилла «b». Полученные результаты приводят к выводу, что для начальных этапов развития фотохимической активности пластиды зеленеющего растения наличие больших количеств хлорофилла «b» не является необходимым. Возможно что для осуществления фотохимических реакций кислородного звена фотосинтеза достаточны те небольшие количества этого пигмента, которые синтезируются при кратковременных экспозициях на свету.

По мнению некоторых исследователей, динамика развития фотохимической активности пластиды тесно связана с изменением соотношения хлорофиллов «a» и «b» в процессе зеленения (Blaauw-Jansen и др., 1950). По их наблюдениям, световое насыщение фотосинтеза обнаруживается на том этапе зеленения, когда отношение хлорофиллов «a» и «b» приближалось к норме (после 4—6-часовой экспозиции этиолированных проростков на свету). Исследования Поповой и др. (1964, 1965) показали, что параллелизм между повышением фотохимической активности зеленеющих листьев и увеличением показателя отношения хлорофиллов «a» и «b» наблюдается только в условиях непрерывного освещения. Наиболее высокий уровень световой реакции взаимопревращения ксантофиллов найден при 2-часовой экспозиции листочков кукурузы, когда показатель отношения хлорофиллов $\frac{\text{«a»}}{\text{«b»}}$ был равен приблизительно 3.6—3.8. Следует, однако, отметить, что при прерывистом освещении такой зависимости не было обнаружено, у зеленеющих листочков кукурузы при чередовании света и темноты (например, в вариантах опытов 10 мин. света+40 мин. темноты+10 мин. света, а также 15 мин. света+40 мин. темноты+15 мин. света) показатель световой реакции превращения ксантофиллов достигает значительной величины (около 24—28), а отношение хлорофиллов $\frac{\text{«a»}}{\text{«b»}}$ еще намного выше нормы (около 9 : 1).

Таким образом, вопрос о значении уровня соотношения хлорофиллов «a» и «b» для фотохимической активности листа, зеленеющего в условиях непрерывного и прерывистого освещения, не может быть решен однозначно.

В дальнейшем, при исследовании значения количества синтезируемого в процессе зеленения хлорофилла «b» для развития фотохимической активности пластиды, представит интерес выяснить влияние ультракоротких экспозиций на свету, чередуемых темнотой. Новейшими исследованиями установлено, что в таких условиях значительно раньше начинается синтез хлорофилла «b» и при этом образуется большее его количество (Augustinussen, 1964).

Результаты проведенных исследований, посвященных выяснению зависимости между началом осуществления фотохимических реакций и количеством образовавшихся хлорофиллов («a» и «b») могут быть обсуждены также на основе развитых в последние годы представлений о фотосинтетической единице, из которых следует, что лишь одна из нескольких сотен молекул хлорофилла участвует в процессе превращения энергии квантов света в энергию химическую; остальные же молекулы осуществляют лишь процесс поглощения света. В соответствии с этими представлениями «пуск» фотохимических реакций, и в частности реакции взаимопревращения ксантофиллов, может происходить и при накоплении в развивающихся при зеленении пластидах относительно небольшого количества фотохимически активных молекул хлорофиллов «a» и «b». Значение наличия высокоорганизованных ультратонких структур на этом первом этапе развития пластиды поэтому и не должно быть значительным. Развитие ультраструктуры, по-видимому, имеет решающее значение для проявления максимальной фотохимической активности пластиды, так как она обеспечивает прохождение полного цикла каждой из фотосинтетических реакций. Количество же хлорофилла, образующегося на этих более поздних этапах развития пластиды, имеет меньшее значение, поскольку «работают» только единичные молекулы зеленых пигментов, остальные играют лишь подсобную роль.

5. Развитие способности к усвоению CO_2 зеленеющими листьями. При изучении вопроса о начале осуществления реакций фиксации CO_2 в процессе развития пластиды при зеленении многие авторы использовали меченый

углерод. По данным Толберта и Гейли (Tolbert a. Gailey, 1955), начало фиксации $C^{14}O_2$ совпадает с окончанием периода задержки биосинтеза хлорофилла после 4—6-часовой экспозиции этиолированных проростков пшеницы на свету. В исследованиях Домана, Красновского и сотрудников (1961), а также Биггинса и Парка (Biggins a. Park, 1952), заметно выраженная способность к фиксации меченого углерода зеленеющими проростками ячменя найдена после 2-часовой экспозиции их на свету. В опытах Габриелсена, Мадсена и др. (Gabrielsen и др., 1961; Madsen, 1962, 1963), изучавших действие прерывистого освещения, обнаружено более раннее осуществление реакций усвоения CO_2, что авторы связывают с созданием условий, блокирующих реакции фотоокисления.

Рассмотрим возможные связи между способностью к заметно выраженному усвоению CO_2 зеленеющими проростками и образованием различных форм хлорофилла, отличающихся по своей активности. По данным Домана, Красновского и сотрудников (1961), в начале зеленения образуется хлорофилл с максимумом поглощения при 670 ммк (в гомогенатах зеленеющих листьев), после 2 часов освещения максимум сдвигается до 672 ммк и только через 20 часов — до уровня максимума поглощения в гомогенатах зеленых листьев (675—676 ммк). Авторы обнаружили, что заметная фиксация $C^{14}O_2$ на свету происходит уже через 2 часа освещения, т. е. на том этапе биосинтеза хлорофилла, когда образуется мономерная форма с максимумом поглощения 670—672 ммк. Следует, однако, указать, что по наблюдениям Шибата (Shibata, 1957), впервые изучавшего пути биосинтеза хлорофилла в интактных зеленеющих листьях, в течение этого периода образуется уже форма с максимумом поглощения 667 ммк (собственно хлорофилл), которая, по его мнению, может являться уже продуктом полимеризации. Некоторые исследователи развивают представление об участии в фотохимических реакциях фотосинтеза не только мономерных, но и агрегированных форм хлорофилла (Brodie a. Brody, 1963). Эти представления авторы, в частности, привлекают для объяснения факта усиления интенсивности фотосинтеза при последовательном освещении лучами коротковолновой и длинноволновой области спектра (эффект Эмерсона).

6. Значение реакций фотоокисления для развития фотосинтетической активности пластиды при зеленении. Развитие фотосинтетической активности пластиды на первых этапах зеленения тесно связано не только с изменением спектральных свойств и фотохимической активности первичного хлорофилла, но и с условиями, от которых зависит проявление реакций фотоокисления. Габриелсен и сотрудники (1961), Мадсен (1963) и другие, впервые обнаружили ранее неизвестную фазу в развитии фотосинтетической активности пластиды; они показали, что на первых этапах зеленения этиолированных проростков (пшеницы) при освещенности 10 тыс. люксов в течение первых 30—40 мин. происходит выделение CO_2. Обнаружить это явление удалось благодаря применению более чувствительных методов анализа газообмена в процессе фотосинтеза, чем те, которыми пользовались Смит (1954), Толберт и Гейли (1955) и др. В более поздних исследованиях Мадсена (1963) было доказано, что выделение CO_2, сопровождаемое поглощением O_2, обусловлено не дыханием, а реакциями фотоокисления. Образующиеся при этом продукты, по мнению автора, разрушают синтезируемый на первых этапах зеленения хлорофилл, а также пластические вещества, необходимые для построения ультратонких структур, что и является причиной задержки фотосинтеза.

Механизм реакций фотоокисления еще не изучен. Выяснено только значение освещенности и длительности действия света определенной интенсивности для проявления этих реакций; вместе с тем показана возможность блокирования их путем воздействия прерывистым освещением в процессе зеленения этиолированных проростков. В опытах указанных авторов было обнаружено, что длительность периодов освещения (при 10 тыс. лкс) не играла такой большой роли в подавлении реакций фотоокисления, как длительность темновых интервалов. Периоды освещения, равные 3 сек. или 2 мин., давали одинаковый эффект при том условии, что темновые интервалы в общей сложности достигали 40—50 мин., а световые — от 15 сек. до 10—12 мин.

Большое значение прерывистого освещения для снятия реакций фотоокисления было подтверждено Мадсеном (1963) с помощью более совершенных методов. Он показал, что кратковременное освещение (10-кратные вспышки по 1/1000 сек. или пятикратные периоды освещения по 3 сек. или по 2 мин.), прерываемое темновыми интервалами, не только препятствует разрушению образующегося хлорофилла, но и снимает период задержки в биосинтезе хлорофилла, что и приводит к образованию большего его количества на первых этапах зеленения. По мнению Мадсена, значение интервалов темноты заключается в том, что в этот период происходит образование нового протохлорофилла. Следует, однако, указать, что в свете современных представлений о механизме биосинтеза хлорофилла роль периодов темноты, достигавших в общей сложности 40—50 мин., должна заключаться главным образом в том, что они обеспечивают прохождение этапа фитолизации хлорофиллида (Wolf a. Price, 1957; Butler, 1960; Virgin, 1960). Из работ же Красновского и сотрудников (Воробьева и др., 1963) известно, что быстро разрушающаяся нативная форма действительно является не чем иным, как хлорофиллидом.

В опытах с прерывистым освещением (Madsen, 1963) благодаря блокированию реакций фотоокисления обеспечивалось ускорение подготовки пластиды к осуществлению фотосинтеза. Так, по данным Мадсена (1963), начало поглощения CO_2 было обнаружено уже после пятикратного освещения этиолированных листьев ячменя (длительность освещения 3 сек.) и чередования периодов освещения с интервалами темноты (длительностью 10 мин.). Заключительным был период освещения, равный 5 мин.

Таким образом, в общей сложности этиолированные проростки освещались 5 мин. 15 сек., а интервалы темноты в сумме были равны 50 мин.

Следует отметить, что причины положительного действия заключительного этапа освещения, обнаруженного не только в опытах Мадсена, но и в работе Эйдельман и Ходжаева (1964), не нашли еще рационального объяснения. Что касается действия темновых интервалов на развитие фотохимической активности пластиды в процессе зеленения, то наряду с ускорением новообразования протохлорофилла (Madsen, 1960, 1962) большое значение может иметь осуществление в эти периоды этапа фитолизации хлорофиллида. Эстерификация его, как это уже ранее отмечалось, обеспечивает возможность включения каротиноидов в формирующиеся в процессе зеленения сложные комплексы пластиды. Можно предположить, что этап развития пластиды, сопряженный с образованием фитохромопротеидных комплексов, включающих и каротиноиды, играет большую роль и в блокировании реакций фотоокисления, к которым особую чувствительность могут обнаружить «молодые» молекулы хлорофилла. Это предположение основано на твердо установленных фактах, доказавших защитную роль желтых пигментов (Griffiths и др., 1955). Защитные функции, естественно, могут проявиться только после того, как будут созданы условия для возникновения тесных связей между молекулами зеленых и желтых пигментов (возможно, путем образования пи-комплексов). По мнению Кальвина (Calvin, 1955), молекулярной основой защитного действия каротиноидов, по-видимому, является их способность поглощать часть энергии возбуждения хлорофилла и тем самым препятствовать фотосенсибилизируемому превращению молекулярного кислорода с образованием перекиси, разрушительно действующей на хлорофилл и пластические вещества развивающейся при зеленении пластиды.

7. Зависимость развития фотохимической активности пластиды от формирования ультратонкой структуры ее в процессе зеленения. Экспериментальному изучению связей между развитием ультраструктур и фотохимической активностью пластиды уделено было мало внимания. В разведочных опытах Поповой и др. (1965) было показано, что достаточно высокий уровень световой реакции взаимопревращения ксантофиллов обнаруживается при условиях, когда ультраструктуры пластиды только начинают развиваться. Так, видно, что при прерывистом освещении (10 мин. света+40 мин. темноты+10 мин. света) уровень световой реакции превращения ксантофиллов достигал уже величины, равной 24, а степень развития ультраструктуры пластиды соответствовала только самой ранней стадии — стадии дисперсии пузырьков (Virgin и др., 1963).

Андерсон и Бордман (Anderson a. Boardman, 1964) изучали зависимость между интенсивностью реакции Хилла в изолированных (из зеленеющих проростков) хлоропластах и уровнем развития ультраструктуры. Авторами было исследовано действие длительных экспозиций на свету — 6— 10 часов; ими было обнаружено, что интенсивность реакции Хилла достигала величины, равной примерно 50% от максимальной после 6 часов освещения. В этот же период появлялись граноподобные структуры в хлоропластах. Следует указать, что для выяснения связи между формированием ультраструктуры и развитием фотохимической активности пластиды эти зависимости необходимо исследовать на ранних этапах образования пластид, в связи с чем фотохимические показатели активности желательно изучать в интактных зеленеющих листьях.

Заключение

Развитие фотохимической активности пластиды в процессе зеленения зависит от многих внутренних факторов.

Большое значение для начала осуществления фотохимических реакций имеют этапы биосинтеза хлорофилла «а», от прохождения которых в свою очередь зависит включение в состав формирующихся фитохромопротеидных комплексов, ксантофиллов, которые участвуют в реакциях фотоокисления воды.

Количество образующегося в процессе зеленения хлорофилла «b» не является фактором, ограничивающим начало проявления фотохимической активности. «Пуск» фотохимических реакций, связанных с фотоокислением воды, по-видимому, может быть осуществлен при наличии незначительного количества этого пигмента.

Нарастание фотохимической активности пластиды в процессе зеленения связано не только с окончанием периода задержки биосинтеза хлорофилла «а», но и с образованием значительного количества хлорофилла «b», играющего определенную роль в двух фотохимических реакциях фотосинтеза.

Начальные этапы осуществления фотохимических реакций мало зависят от степени развития ультратонкой структуры пластиды, нарастание же фотохимической активности пластиды должно быть тесно связано с усложнением ее ультраструктуры.

Обзор исследований, посвященных изучению развития фотохимической активности пластиды при зеленении, показал, что многие стороны этого процесса еще мало изучены. Так, например, не выяснено значение образования разных форм хлорофилла «а», а также уровня биосинтеза хлорофилла «b». Мало внимания уделялось выяснению зависимости проявления и нарастания фотохимической активности от динамики биосинтеза белково-липоидных компонентов, являющихся не только носителями пигментов, но и основой для построения ультратонких структур пластиды, а также ряду других вопросов.

Дальнейшие исследования в области физиологии развития хлоропластов и изучения начальных этапов фотосинтеза необходимо развивать в направлении выяснения сложных взаимосвязей между биосинтезом пигментов, образованием их носителей, формированием ультратонкой структуры и развитием фотохимической активности пластид в процессе зеленения. При разработке этих вопросов следует уделить внимание и вопросу о включении в фитохромопротеидные комплексы развивающейся пластиды ксантофиллов, участвующих в переносе кислорода при фотосинтезе. Исследование факторов, определяющих начало осуществления и динамику световой реакции превращения ксантофиллов при зеленении, позволит глубже раскрыть характер взаимодействия этих пигментов с различными формами хлорофиллов, участие их в резонансном переносе энергии, а также в проявлении защитных функций на первых этапах фотосинтеза. Работы последних лет служат иллюстрацией того, что показатель световой реакции взаимопревращения ксантофиллов позволяет обнаружить степень готовности пластиды к осуществлению фотохимических реакций на самых ранних этапах ее развития при зеленении.

Литература

Власенок Л. И. и А. А. Шлык. (1963). Хлорофиллид как промежуточный продукт в процессе превращения протохлорфиллида в хлорофилл. Биохимия, 28, 1 : 57—69. — Воробьева Л. М., М. И. Быстрова и А. А. Красновский. (1963). Фитольные и бесфитольные формы пигментов в листьях и гомогенатах. Биохимия, 28, 3 : 524—533. — Годнев Т. Н., Н. К. Акулович, Э. В. Ходасевич. (1963). К вопросу об участии эстерифицированных и неэстерифицированных форм протохлорофилла этиолированных проростков в образовании хлорофилла «а». ДАН СССР, 150, 4 : 920—922. — Годнев Т. Н., А. А. Шлык, Я. П. Ляхнович. (1957). О реакции перехода протохлорофилла в хлорофилл. Физиолог. раст. 4, 5 : 393—396. — Гудвин Т. (1954). Сравнительная биохимия каротиноидов. — Доман Н. Г., А. А. Красновский, А. К. Романова, Л. М. Воробьева, Е. В. Пакшина и З. А. Терентьева. (1961). Синтез хлорофилла и фиксация углекислоты в этиолированных проростках ячменя при их освещении. Физиолог. раст., 8, 1 : 3—12. — Красновский А. А. и М. И. Быстрова. (1961). Фракционирование различных пигментных форм в гомогенатах этиолированных и освещенных листьев. ДАН СССР, 136, 5 : 1227—1230. — Красновский А. А., Л. М. Воробьева и Е. В. Пакшина. (1957). Исследование фотохимически активной формы хлорофилла у растений различных систематических групп. Физиолог. раст., 4, 2 : 124—133. — Красновский А. А. и Л. М. Кособуцкая. (1952). Спектральное исследование состояния хлорофилла при его образовании в растении и в коллоидных растворах вещества этиолированных листьев. ДАН СССР, 85, 1 : 177—180. — Красновский А. А. и Л. М. Кособуцкая. (1953). О фотонеустойчивой и фотостабильной форме хлорофилла. ДАН, 91 : 343—345. — Литвин Ф. Ф. и А. А. Красновский. (1957). Исследование промежуточных стадий образования хлорофилла в этиолированных листьях по спектрам флуоресценции. ДАН, СССР, 117, 1 : 106—109. — Литвин Ф. Ф., Г. Т. Рихирева и А. А. Красновский. (1962). Низкотемпературные спектры листьев растений и состояние хлорофилла. Биофизика, VII, 5 : 578—591. — Осипова О. П., Н. П. Ашур. (1964). Фотоустойчивость и функция фотосинтетического аппарата растений, I. Влияние интенсивности освещения. Физиолог. раст., 2 : 3—10. — Попова О. Ф., З. М. Эйдельман и Э. Я. Пайкина. (1964, 1965). О развитии фотохимической активности пластиды и зависимости от биосинтеза хлорофиллов «а» и «b». Тез. II Республиканской конфер. по физ. и биохим. раст. : 30—32. В сб.: Фотосинтез и пигменты как фактор урожая. — Сапожников Д. И. (1961). К функции каротиноидов в фотосинтезе. Докл. на V Междунар. биохим. конгр. — Сапожников Д. И. (1965). Об участии ксантофиллов в переносе кислорода при фотосинтезе. В сб.: Биохимия и биофизика фотосинтеза : 190—210. — Сапожников Д. И., Д. Г. Алхазов, З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, И. Х. Лемберг, Т. Г. Маслова, А. В. Гиршин, И. А. Попова, О. Ф. Попова, Ширяева Г. А. (1964). Об участии ксантофиллов в переносе кислорода в процессе фотосинтеза. ДАН СССР, 154, 4 : 974—977. — Сапожников Д. И., Т. А. Красовская и А. Н. Маевская. (1957). Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света. ДАН СССР, 113, 2 : 465—466. — Смит Дж. (1961). Образование хлорофилла и фотосинтез. V Междунар. биохим. конгр. Симпозиум VI, 2 : 23—30. — Тагеева С. В., И. П. Павлова и А. Б. Брандт. (1962). Морфогенез ультраструктуры хлоропластов и развитие оптических свойств листа кукурузы. ИАН СССР, сер. биолог. : 13—28. — Ходжаев А. С. (1963а). О характере биосинтеза пигментов пластид при зеленении листьев с различными физиологическими особенностями. Бот. журн. 7 : 1030—1034. — Ходжаев А. С. (1963б). О световой реакции взаимопревращения ксантофиллов при зеленении проростков подсолнечника. Бот. журн., 10 : 1525—1527. — Эйдельман З. М. и А. С. Ходжаев. (1963). Динамика световой реакции взаимопревращения ксантофиллов в процессе зеленения. ДАН СССР, 150, 4 : 928—930. — Эйдельман З. М. и А. С. Ходжаев. (1964). Влияние прерывистого освещения на реакцию превращения ксантофиллов в процессе зеленения. ДАН СССР, 158, 1 : 242—244. — Anderson I. M. a. N. K. Boardman. (1964). Studies on the greening of dark-grown bean plants. II. Development of photochemical activity. Austral. Journ. of Biolog. Sci., 17, 1 : 93—102. — Augustinussen E. (1964). On the formation of chlorophyll «a» and chlorophyll «b» in etiolated leaves. Phy-

siol. Plant., 17, 2 : 403—407. — Biggins I. a. R. B. Park. (1962). The isolation of a chlorophyll-containing protein from greening barley seedlings. Plant Physiol., 37, 2, Ixii (Suppl.). — Blaauw-Jansen J. G., G. Komen a. I. B. Thomas. (1950). The relation between the formation of assimilatory pigments and the rate of photosynthesis in etiolated oat seedlings. Biochim. Biophys. Acta, 5 : 179—185. — Blass U., I. M. Anderson a. M. Calvin. (1959). Biosyhtnesis and possible functional relationships among the carotenoids and between chlorophyll «a» and chlorophyll «b». Plant Physiol., 34, 3 : 329—333. — Boardman N. K. a. I. M. Anderson. (1964a). Studies on the greening of dark-grown bean plants, I. Formation of chloroplasts from proplastids. Austral. Journ. of Biol. Sci., 17, I : 86—93. — Boardman N. K. a. I. M. Anderson. (1964). Isolation from spinach chloroplasts of particles containing different proportions of chlorophyll «a» and chlorophyll «b» and their possible role in the light reactions of photosynthesis. Nature, 203, 4941 : 166—167. — Briggs G. E. (1920, 1922). The development of photosynthetic activity during germination of different types of seeds. Proc. Roy. Soc. (London), 91, B : 249—268, 94, B : 12—35. — Brodie S. S. a. M. Brody. (1963). Photosynthesis mechanisms in green plants. Publication 1145, publ. by Nation. Acad. of Sci. Nat. Res. Council : 455—478. — Butler W. I. (1960). Energy transfer in developing chloroplasts. Biochem., Biophys. Res. Comm., 2, 6 : 419—422. — Butler W. I. (1961). Chloroplast development energy transfer and Structure. Arch. Biochem. Biophys., 92 : 287—295. — Calvin M. (1955). Function of carotenoids in photosynthesis. Nature, 176, 4495 : 1215—1217. — Costès G. (1963). Metabolisme de la luteine et de la violaxanthine dans les chloroplastes. Compt. rend., 256 : 5656—5658. — Eilam I. a. S. Klein. (1962). The effect of light intensity and sucrose feeding on the fine structure in chloroplasts and on the chlorophyll content of etiolated leaves. Journ. of Cell. Biol., 14, 2, 1 : 169—179. — Engelmann T. W. (1881). Neue Methode zur Untersuchungen der Sauerstofausscheidung pflanzlicher a. tierischer Organismen. Bot. Zeitschr., 39 : 441—447. — Eversole R. A. a. I. I. Wolken. (1958). Photochemical activity of digitonin extracts of chloroplasts. Science, 127 : 1287—1289. — Ewart A. I. (1897). Further observations upon assimilatory inhibition. Journ. Linnean. Soc. Bot., 31 : 554—576. — Gabrielsen E. K., A. Madsen a. K. Veilby. (1961). Induction of photosynthesis in etiolated leaves. Physiol. plant., 14, 1 : 98—111. — Gailey F. B. a. N. E. Tolbert. (1958). Effect of ionizing radiation on the development of photosynthesis in etiolated wheat leaves. Arch. Biochem. a. Biophys., 76 : 188—195. — Goedheer I. C. (1961). Effect of changes in chlorophyll concentration on photosynthetic properties. Biochim. Biophys. Acta, 51 : 494—504. — Griffiths M., W. Sistrom, G. Cohen-Bazire, R. Stanier a. M. Calvin. (1955). Function of carotenoids in photosynthesis. Nature, 176 : 1211—1215. — Hodge A. I. (1959). Fine structure of lamellar systems as illustrated by chloroplasts. Reviews of Modern. Physics, 31, 2.—Inmann O. L. (1935). Formation of chlorophyll and the beginning of photosynthesis. Plant Physiol., 10 : 401—403. — Irving A. A. (1910). The beginning of photosynthesis and the development of chlorophyll. Ann. Bot., 24 : 805—818. — Jamamoto H., T. Nakayama, C. Chichester. (1962). Studies on the light and dark interconversions of leaf xanthophylles. Arch. Biochem. a. Biophys., 97, I : 168—172. — Klein S. (1960). The effect of low temperature on the development of the lamellar system in chloroplasts. Journ. Biophys. Biochem. Cytol., 8, 2 : 529—537. — Klein S. (1962a). Physiology of chloroplasts development. Plant Physiol., 37, 2 : XXXVIII (Suppl.). — Klein S. (1962б). Phytylation of chlorophyllide and the formation of lamellae in chloroplasts. Nature, 196, 4858 : 992—993. — Klein S., G. Bryan a. L. Bogarad. (1964). Early stages in the development of plastid fine structure in red and far-red light. Journ. Cell. Biol., 22, 2 : 433—438. — Klein W. H., L. Price a. K. Mitrakos. (1963). Light stimulated starch degradation in plastids and leaf morphogenesis. Photochem. a. Photobiol., 2, 2 : 233—241. — Liverman I. L. (1960). Control of growth and reproductive processes by red and far-red light. Radiation Research, Suppl. 2 : 133—156. — Madsen A. (1960). Protochlorophyll/chlorophyll conversion by sinle flash illumination. Physiol. Plant., 13 : 380—391. — Madsen A. (1962). Protochlorophyll/chlorophyll conversion and regeneration of protochlorophyll. Physiol. Plant., 15, 4 : 815—820. — Madsen A. (1963). On the formation of chlorophyll and initiation of photosynthesis in etiolated plants. Photochem. a. Photobiol., 2 93—100. — Meyers J. a. C. S. French. (1960). Relationships between time coirse, chromatic transient and enhancement phenomena of photosynthesis. Plant. Physiol., 35, 6 : 963—969. — Mühlethaler K. a. A. Frey-Wissling. (1959). Entwicklung und Struktur der Proplastids. Journ. Biophys. Biochem. Cytol., 6 : 507—512. — Platt I. R. (1959). Carotene—Donor—Acceptor complexes in photosynthesis. Science, 129, 3346 : 372—375. — Price L. a. W. H. Klein. (1962). Chlorophyll synthesis in x-irradiated etiolated bean leaf tissue. Radiation Botany, 1 : 269—275. — Rumberg B. (1964). Evidence for the participation of chlorophyll «b» in the primary reactions of photosynthesis. Nature, 204, 4961 : 860—862. — Sager R. (1959). The architecture of the chloroplast in relation to its photosynthetic activities. Brookhaven symposia in Biol., 11. «The photochemical apparatus, its structure and function». — Sauer K. a. M. Calvin. (1962). Absorption spectra of spinach quantasomes and bleaching of the pigments. Biochim. Biophys. Acta, 64, 2 : 324—340. — Shen I. K. a. I. C. Hung. (1964). The development of photophosphorylation activity in etiolated wheat seedlings during greening. Sci. Sinica (Peking), 13, 10 : 1167—1674. — Shibata K. (1957). Spectroscopic studies on chlorophyll formation in intact leaves. The Journ. of Biochem., Japan, 44, 3 : 147—173. — Sisler E. C. a. W. H. Klein. (1963). The effect of age and various chemicals on the lag phase of chlorophyll synthesis in dark grown bean seedlings. Physiol. Plant., 16, 2 : 315—323. — Smith J. H. (1954). The development of chlorophyll and oxygen-evolving power in etiolated barley leaves when illuminated. Plant Physiol., 29, 1—2 : 133—148. — Smith J. H. C., C. S. French a. V. M. Koski. (1952). The Hill reaction of chloroplast activity during greening of etiolated barley leaves. Plant. Physiol., 27, 2 : 212—217. — Stern A. I., H. T. Epstein a. I. A. Shiff. (1964). Studies of chloroplast development in *Euglena*. VI. Light intensity a. controlling factor in development. Plant Physiol., 39, 2 : 226—231. — Strain H. H. (1938). Leaf xantophylls. — Tagawa K., H. I. Tsujimoto a. D. I. Arnon. (1963). Analysis of photosynthetic reactions by the use of monochromatic Light. Nature, 199, 4900 : 1247—1252. — Thomas I. B., I. C. Gordheer, J. W. O. Van Den Berg. (1963). Time course of spectral shifts in the red-absorption band and loss of photochemical oxygen-liberating capacity in isolated *Aspidistra* chloroplast. Biochim. Biophys. Acta, 75, 3 : 333—339. — Tolbert N. E. a. F. B. Gailey. (1955). Carben dioxide fixation by etiolated plants after exposure to white light. Plant Physiol., 30 : 491—499. — Virgin H. I. (1960). Pigment transformation in leaves of wheat after illumination. Physiol. Plant., 13 : 155—164. — Virgin H. I., A. Kahn a. D. Wettstein. (1963). The physiology of chlorophyll formation in relation to structural changes in chloroplasts. Photochem. a. Photobiol., 2, 2 : 83—93. — Wettstein D. (1961). Nuclear and cytoplasmatic factors in development of chloroplast structure and function. Canad. Journ. of Botany, 39, 4 : 1537—1545. — Withrow R. B., I. B. Wolf a. L. Price. (1956). Elimination of the lag phase of chlorophyll synthesis in dark grown bean leaves by a preteatment with low irradiances of monochromatic energy. Plant. Physiol., 34 (Suppl.) : XIII—XIV. — Witt H. T., A. Müller a. B. Rumberg. (1963). Electron-transport system in photosynthesis of green plants analysed by sensitive flash photometry. Nature, 4871 : 987—992. — Wolf F. T. (1963). Effects of light and darkness on biosynthesis of carotenoid pigments in wheat seedlings. Plant Physiol., 38, 6 : 649—652. — Wolf I. B. a. L. Price. (1957). Terminal steps of chlorophyll biosynthesis in higher plants. Arch. Biochem. a. Biophys., 72, 2 : 293—302. — Wolf I. B. a. L. Price. (1960). The effect of sugars on chlorophyll biosynthesis in higher plants. Journ. of Biol. Chem., 235 : 1603—1608.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
г. Ленинград.

(Получено 13 XII 1965).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : (0.75.8) : 581.9

НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ ПО ПОВОДУ УЧЕБНИКА А. П. ШЕННИКОВА «ВВЕДЕНИЕ В ГЕОБОТАНИКУ»

Посмертно изданный Ленинградским университетом учебник А. П. Шенникова[1] принадлежит перу глубоко мыслящего, подлинно самобытного фитоценолога и представляет собой итог его многолетней, плодотворной научно-педагогической деятельности.

От ранее изданных учебных руководств по геоботанике «Введение» А. П. Шенникова отличается несомненными преимуществами, прежде всего глубоко продуманной последовательной фитоценологической трактовкой основных вопросов фитоценологии и соответствием программе курса геоботаники, преподаваемого в университетах, а отсюда более или менее пропорциональным соотношением разделов и подразделов всей дисциплины.

Фитоценологический аспект зрения постоянно сопутствует анализу явлений, характеризующих фитоценоз и растительный покров в целом. Именно поэтому ряд глав и более мелких разделов разработаны и изложены превосходно: таковы, например, гл. V. — «Сезонные и разногодичные изменения фитоценозов»; гл. VI — «Смены фитоценозов во времени (сукцессии)», а также в гл. IV, §§ 4 и 5 — Эколого-биологический состав флоры ценоза как показатель связи со средой, биотические факторы и ряд других.

Тем не менее рецензируемый учебник не лишен недостатков.

I. Автор рассматривает данный курс в качестве вводного именно потому, что по учебному плану вслед за курсом геоботаники читаются частные курсы: лесоведение, луговедение, болотоведение, тундроведение, степеведение и пустыневедение.

Главнейшая задача данного пособия — «ознакомить учащегося с основными закономерностями растительного покрова, определяющими его формирование, строение, динамику, взаимоотношение со средой и роль в жизни биосферы».

По поводу профиля, придаваемого автором учебнику, необходимо заметить следующее: во-первых, все указанные частные курсы предусмотрены лишь в двух университетах — Московском и Ленинградском, в провинциальных же университетах таковые не полностью представлены или вовсе отсутствуют; во-вторых, учебные пособия по указанным частным курсам имеются лишь по лесоведению, луговедению (безусловно требующих обновления), болотоведению (отсутствующему в литературном указателе данного учебника), остальные вовсе не существуют; в-третьих, курсы эти читаются лишь после курса геоботаники, раскрытие же закономерностей растительного покрова не может не основываться на достаточном знании учащимися важнейших особенностей различных типов растительности, должных излагаться в курсе геоботаники (в противном случае подобное изложение введения в геоботанику будет воспринято как отвлеченное); в-четвертых, учебник по геоботанике должен быть рассчитан также на студентов и специалистов смежных специальностей, нуждающихся в конденсированном пособии.

Учитывая все сказанное, представляется необходимым строить общий курс геоботаники не как введение в геоботанику (в расчете на частные курсы), а как изложение основ геоботаники со всеми вытекающими отсюда требованиями к полноте содержания, степени детализации предмета и конкретным приемам изложения.

Совершенно очевидно, что основные вопросы фитоценологии, переименованные автором в предисловии, наиболее полноценно могут быть разработаны при обязательном условии вовлечения в анализ конкретных материалов, достаточно полно выявляющих важнейшие качества различных типов растительности и раскрывающих особенности свойственных им процессов.

Последующее же более детальное знакомство с различными типами растительности уточняет основные положения фитоценологии, способствует дифференциальному изучению фитоценозов соответственно их специфике (лесных, луговых и пр.) и, естественно, приводит к дальнейшему углубленному пониманию закономерностей и обобщающих формулировок.

---

[1] А. П. Шенников. Введение в геоботанику. Изд. ЛГУ, 1964.

II. Именно вследствие того, что автор принял такой профиль учебника, изложение в ряде случаев недостаточно конкретно, о чем могут свидетельствовать приводимые ниже примеры.

1. В разделе «Формирование фитоценозов» (стр. 26) описания, должные иллюстрировать этот процесс в пределах каждого экотопа, слабо используются. Лучше обстоит дело в описании эндоэкогенетических смен, но абсолютно конкретно, по стадиям, представлены лишь «смены при зарастании горных пород» и «смены при зарастании водоемов». Теоретические положения формирования фитоценозов изложены безукоризненно.

2. Взаимоотношения между растениями — один из центральных вопросов фитоценологии (гл. II : 38—77) — в главнейших частях этого раздела разработаны недостаточно конкретно. Особенно скудно представлены описания конкурентных отношений и благоприятствования. В то же время непропорционально большое внимание уделено аллелоптическим взаимодействиям. Контактные коакции изложены сравнительно с трансбиотическими неоправданно детально.

3. В разделе «Строение фитоценозов» ярусное сложение их (стр. 112) поясняется лишь тремя обобщенными примерами, приведенными автором вместо конкретных описаний реально проявляющейся ярусности, без показа специфики ее в различных типах растительности, соответствующих определенным климатическим и эдафическим условиям. А между тем только такой способ изложения ярусности как важнейшего структурного признака фитоценоза мог бы привести читателя к пониманию истинной эколого-фитоценотической сущности ярусного сложения.

4. Глава «Экология фитоценозов» насыщена преимущественно детальной характеристикой различных физико-географических условий. Фитоценозы же, ради которых эта среда рассматривается, представлены крайне ограниченно; большей частью описаны более крупные, обобщенные единицы растительности. Когда трактуется влияние климата (макроклимата), тогда еще допустимо оперировать типами растительности, определяемыми зональными факторами. Однако и более крупные по объему единицы растительности должны характеризоваться присущими им качествами, раскрывающими их эколого-фитоценотическую сущность в условиях данного климата, но в рассматриваемой книге такая характеристика отсутствует, отмечается лишь приуроченность единиц растительности к тому или иному типу климата.

Влияние рельефа на растительность изложено также недостаточно конкретно. Так, отмечая воздействие горных форм рельефа на растительность, автор ограничивается указанием лишь на поясное расположение типов растительности (стр. 171), не приводя, однако, в качестве примеров конкретных описаний растительности по поясам.

Описания воздействия на растительность экологических условий макрорельефа водораздела также являются весьма обобщенными (стр. 180). Аналогично описаны леса на умеренно влажных подзолистых почвах, на песчаной боровой террасе и в пойме. Соответственно изложено распределение лугов по мезорельефу поймы (стр. 181).

В целях иллюстрации «влияния рельефа на зональный и экологический режим, а через него и на растительность» приводится «Схема рельефа равнины и распределения по нему условий для мезофильной луговой растительности» (стр. 178). Однако в пояснительном тексте приводятся одни лишь условия, луговая же растительность как таковая вовсе не представлена. В таком же плане изложено и экстразональное и интразональное распределение растительности (стр. 182); так же и здесь, при весьма детальном описании различных форм мезорельефа описание самой растительности не находит себе соответствующего места. Так, в обобщающем заключении говорится лишь: «Все эти и подобные им различия, как и различия между элементами горного рельефа, отражаются на растительности» (стр. 177). Как отражаются, как реагирует растительность, здесь это не показано.

Количество примеров, свидетельствующих о недостаточной конкретности описания растительности и ее закономерностей, могло бы быть увеличено. Отечественная геоботаническая литература полна описаний о многообразно проявляющихся влияниях на фитоценозы различных форм поверхностей, субстратов, почв; эти влияния отображены в сводных списках растений, профилях, графиках, проекциях и пр. Именно такого рода конкретные данные и должны были бы характеризовать фитоценозы различных местообитаний.

III. Вся глава, посвященная экологии фитоценозов, вызывает серьезные возражения вследствие неправильной, на мой взгляд, трактовки содержания этого раздела фитоценологии и способов изложения материала.

Необходимо было бы в качестве введения к данному разделу предпослать принципиальное обоснование понимания автором (и другими авторами) экологии фитоценозов (растительности). Это тем более необходимо, что, несмотря на совершенно правильную трактовку экологии фитоценозов (синэкологии) В. Н. Сукачевым,[1]

---

[1] Синэкология, по В. Н. Сукачеву (1934 г., 1935 г.), изучает отношение фитоценоза в целом к среде — размещение его в соответствии с факторами среды, а также влияние последней на структуру фитоценоза.

А. П. Шенниковым,[1] В. В. Алехиным и другими, в современных сводках по геоботанике и учебниках существует по этому вопросу полный разнобой.

Как же освещен этот вопрос в сводках и учебниках?

У Б. А. Быкова (1957) этот раздел озаглавлен «Фитоценозы и среда (синэкология)» и имеет такие подразделы: характеристика внешней среды, фитосреда; почва как элемент фитосреды; единство фитоценозов и среды (включая сюда и жизненные формы и синузии); экологическая классификация фитоценозов. Здесь представлены преимущественно внешняя среда, влияющие на растительность факторы среды, все рассуждения имеют общеметодологическую направленность, а реакция собственно фитоценоза остается невыявленной.

У П. Д. Ярошенко (1961) раздел «Экология растительных сообществ» содержит подразделы: экологические факторы и их влияние на растительные сообщества (именно это последнее в разбираемой нами книге совершенно не рассмотрено); взаимодействие, взаимная замещаемость и пределы замещаемости экологических факторов; влияние растительных сообществ на почву и климат. Здесь же фитоценоз как основной реагент не показан.

В книге М. В. Маркова (1962) раздел «Экология фитоценозов (понятие об экологических факторах)» подзаголовок в скобках говорит сам за себя. 248 страниц этого текста (из 445 страниц всего учебника) посвящены аутэкологическим описаниям, совершенно неуместным в учебнике по геоботанике. Описания же конкретных фитоценозов совершенно отсутствуют в тексте, не рассмотрена и реакция фитоценозов на экологические факторы.

У А. Г. Воронова (1963) раздел «Взаимоотношения фитоценоза и среды» в основном содержит описание влияний фитоценозов на факторы среды, в «Заключении» книги одна страница посвящена индикационному значению сообществ, фитоценоз же как таковой здесь опять-таки не рассматривается.

К сожалению, и в учебнике А. П. Шенникова многосторонняя реакция фитоценоза на различные комплексы факторов среды не показана, а взамен этого, как указывалось выше, дано детальное описание самих факторов. Повторяется то, что имеет место в учебниках по экологии растений, где основной текст занят учением о факторах, являющимся чрезмерно тяжелым придатком к собственно экологии растения, или точнее — экологическое описание растений является крайне легковесным придатком к учению о факторах.

И вообще в трактовке экологии фитоценозов (синэкологии) довлеет и по сей день аутэкология, а отсюда и указанное выше отсутствие единого мнения о сущности содержания экологического изучения фитоценоза. В то время как реакция организма на местообитание является физиолого-морфологической, реакция фитоценоза — эколого-фитоценотической. Последняя представляет собой «ответ» фитоценоза на воздействие тех или иных факторов среды, сказывающийся на формировании определенного видового состава, экологически дифференцированного, на определенных количественных отношениях между видами, на специфике их взаимодействий, на определенном ярусном и синузиальном сложении, на ритмике развития, на продуцировании определенной массы и прочих признаках, являющихся собственно эколого-фитоценотическими качествами. Выявление последних, в том или ином сочетании и степени выраженности определяющих тип структуры фитоценоза, характерный для данной совокупности факторов среды, и должно составить основное содержание его экологического изучения, в настоящее время большей частью подменяемое установлением лишь размещения фитоценозов в соответствии с факторами среды.

Экологическое познание фитоценоза неотрывно от фитоценологического, вследствие органически взаимосвязанных его экологических и фитоценотических реакций. Изучение факторов среды фитоценоза является неотъемлемой частью фитоценологических (геоботанических) исследований, которые должны в соответствующем объеме выполнять лишь служебную роль.

Что касается изложения раздела «Эколого-биологический состав флоры ценоза как показатель связи со средой», то оно должно было бы быть критичнее; ведь приводимые системы жизненных форм неравноценны ни по принципу их составления, ни по степени разработанности. Студенту надо помочь в этом разобраться.

IV. В разработке вопросов классификации фитоценозов последовательно выдержан фитоценологический принцип. С основными принципиальными положениями следует согласиться.

Изложение же здесь понятия растительной ассоциации вызывает ряд критических замечаний.

1. Автор ссылается на то, что «Иногда фитоценоз, относимый к той или иной ассоциации, называют участком этой ассоциации. Это не совсем правильно, так как такая терминология наводит на мысль, что фитоценоз есть только часть ассоциации, а не представитель ее как типа фитоценозов» (стр. 385). Во-первых, почему зашифрованы

---

[1] Необходимо однако оговорить, что с трактовкой А. П. Шенниковым (1934 : 396) задачи синэкологии как экологического познания фитоценоза следует безоговорочно согласиться, так как здесь ударение на познании фитоценоза, а не факторов среды, как это имеет место во «Введении в геоботанику». Так же в своем учебнике по экологии растений А. П. Шенников высказывается в том смысле, что при использовании данных экологии растений «выясняются экологические закономерности состава, строения, распределения, изменений типов растительности» (1950 : 14).

авторы этого термина, т. е. целое направление, возглавляемое В. В. Алехиным? Объективности ради следовало бы сказать об этом более определенно, тем более, что принципиальные расхождения по вопросу — участок ассоциации или фитоценоз — нашло свое отражение в дискуссии о фитоценозе в 1935 г. Во-вторых, по толковому словарю Ушакова, участок — «небольшая часть поверхности, площади чего-нибудь» (в данном случае — площади, на которой распространена ассоциация). Именно в этом смысле и применял Алехин термин «участок ассоциации». Последний, как и фитоценоз, является и участком и представителем ассоциации.

2. Указывается, что «Сравнение ценозов для установления сходства следует производить в первую очередь по самым существенным признакам всякого фитоценоза: по сходству взаимоотношений между растениями в них и между ценозом и внешней средой (экотопом)» (стр. 386). Однако дальнейшие разъяснения, совершенно справедливые («Большее или меньшее сходство взаимоотношений между растениями отражается в сходстве флористического состава и состояния компонентов ценоза, сходстве строения ценозов»), приводят автора к утверждению, что «к одной ассоциации следует относить фитоценозы, сходные прежде всего по флористическому составу и по строению» (стр. 386; всюду разр. авт.). Значит, для выявления сходства ценозов вышеприведенные признаки не являются (как утверждает вначале автор) первоочередными.

Выдвигая сходство взаимоотношений в качестве признака, важнейшего для классификации ценозов, А. П. был вынужден ввиду трудности его установления, особенно в природных условиях, тут же обратиться к указанным конкретным признакам.

Подобные приемы изложения в силу их противоречивости не должны применяться в учебнике.

3. С определением ассоциации, изложенным в виде правил, которыми следует руководствоваться при отнесении фитоценозов к одной ассоциации (стр. 387), в основном следует согласиться. Сравнение его с определением социации (ассоциации), данным Московской школой (также сформулированным на дискуссии В. В. Алехиным (1935 : 21),[1] свидетельствует о почти полном их совпадении, с тем лишь различием, что в определении А. П. включены динамические признаки (сходство амплитуды сезонных и разногодичных изменений, сходное положение в сукцессионных рядах, сходная реакция на внешние стихийные и антропогенные воздействия), которые, кстати сказать, в ряде случаев вообще трудно определимы.

Следовало затронуть историю этого вопроса, тем более, что, как будет видно из дальнейшего, автор, в целях критики Московской школы, касается некоторых вопросов, относящихся ко времени 1935 г.

4. Излагая вопрос о классификационных подразделениях ассоциаций, А. П. выделяет различную обусловленность субассоциаций, что является бесспорным. Далее, с позиций намеченных субассоциаций, А. П. высказывает свое несогласие с трактовкой В. В. Алехиным и его учениками социаций (по существу ассоциаций), как наименьших по объему, низших таксономических единиц. Эта критика исторически обусловлена: здесь сказываются традиции двух направлений, Ленинградской — лесной школы, и Московской — степной школы, выделяющей ассоциации более мелкого объема. Все социации, по А. П., являются субассоциациями, что он и подтверждает соответствующей критикой социаций, представленных в классификационных схемах (опубликованных в качестве материала к дискуссии «Что такое фитоценоз» в 1935 г.). Так, например, в схеме Stipeta lessingiana выделяются в числе прочих следующие социации (ассоциации): 1) Stipa lessingiana-Linosyris villosa-Pyrethrum achilleifolium; 2) Stipa lessingiana-Festuca sulcata-Linosyris villosa, объединяемых в ассоциацию Stipeta lessingiana-Linosyris villosa. Свое отрицание правомерности выделения в данном случае самостоятельных ассоциаций А. П. мотивирует следующим образом: «В этом случае обе социации можно счесть за субассоциации названной ассоциации, если они сопровождаются незначительными различиями в среде, или за две ассоциации, если различия в среде и в строении растительности достаточно велики, что возможно, так как эдификаторное значение и экологический ареал типчака больше, чем ромашника тысячелистного» (стр. 395). Оценка А. П. фитоценотической роли типчака справедлива; если же учесть эколого-фитоценотические различия ромашника и грудницы, а также различия в степени засоления почвы, то эти социации получают право гражданства в качестве самостоятельных ассоциаций. Недостаточно обоснована критика социаций также и в других формациях.

Что касается социаций зеленомошного сосняка, различающихся лишь господством в одном из них *Pleurozium schreberi*, а в другом согосподством этого же мха с *Hylocomium proliferum*, то А. П. прав: здесь действительно представлены две субассоциации.

В отношении трактовки объема ассоциации представители Московской школы (направления) полагают (и руководствуются в своих исследованиях), что лишь в изучении предельно мелкой единицы растительности — ключ к познанию закономерностей, которыми определяется сочетание видов в фитоценозе, путь к познанию развития фитоценозов и их эволюции.

---

[1] «Социация характеризуется определенным флористическим составом и объединяет участки с одним и тем же количеством ярусов и одними и теми же эдификаторами, доминантами и кондоминантами (а в некоторых случаях и субдоминантами) в соответствующих ярусах».

Еще несколько критических замечаний.

1. На стр. 12 формулируется определение фитоценоза в духе Ленинградской школы; при этом не разъясняется его принципиальная сущность: почему всякая конкретная группировка является фитоценозом. Об агрофитоценозе говорится лишь в разделе антропогенных факторов (об этом дальше).

Приходится сожалеть, что ни здесь, ни в другом месте учебника не приводится, хотя бы для сопоставления, определение фитоценоза, сформулированное Московской школой. Сопоставление различных трактовок этого понятия способствовало бы развитию критического мышления студентов, пользующихся учебником Шенникова. Одновременно на стр. 37 говорится, что «фитоценоз следует рассматривать как закономерно организованное сочетание растений (а не всякое, — *Г. Д.*), возникшее и существующее в сложном процессе взаимодействия геологических и культурно-исторических факторов природы растений, факторов внешней среды, взаимодействия растений с ним и друг с другом».

С таким определением фитоценоза нельзя не согласиться, тем более что оно принципиально мало отличается от определения понятия фитоценоз Московской школой, сформулированного на том же совещании 1935 г. Для сопоставления приведем и его: «Фитоценоз — закономерное сочетание растений, обусловленное 1) историческим развитием, 2) экологическими условиями, 3) взаимодействием видов и обладающее а) известной структурой, б) способностью к восстановлению и в) способностью к определенному воздействию на среду».

В это определение включены признаки фитоценоза — способность его к восстановлению и присущая ему история развития, отсутствующие в предыдущем определении. Но устойчивость во времени фитоценозов является ведь неизбежным, законным следствием, вытекающим и из вышеприведенного в учебнике второго определения фитоценоза (стр. на 37).

2. В отношении способности к возобновлению как признака фитоценоза А. П. Шенников ссылается на то, что «Некоторые геоботаники (Алехин, 1925 г.; Вага, 1951 г.) [1] высказывались против признания искусственных насаждений фитоценозами, так как они якобы неспособны к самовозобновлению и не возникают в процессе исторического развития, как это свойственно естественным фитоценозам» (стр. 285; разрядка моя, — *Г. Д.*).

Мы не можем согласиться с приводимыми здесь критическими замечаниями автора, касающимися данной трактовки фитоценоза, по следующим соображениям.

а) Следует строго разграничивать культурфитоценозы (агроценозы) от природных ценозов, так как это понятие методологически различно обосновываемое; того же требуют и задачи педагогического порядка.

б) Утверждение, что посевы в полях, лесные посадки и другие формы культивируемой растительности представляют собой антропогенный вариант природной растительности, неправильно ввиду того, что после уничтожения природной растительности допустимы культуры самых различных растений, даже внедрение экзотов, не связанных с данной природной обстановкой. Как можно говорить, например, о виноградниках в Центрально-Черноземной области или об экзотических технических культурах там же, как о вариантах степной растительности? В учебнике следует особенно щепетильно пользоваться словами для обозначения того или иного явления. Так, этимологическое содержание слова «вариант» — видоизменение, разновидность, предполагает, что вариант исходного объекта должен обладать какими-то общими с ним признаками, в той или иной степени варьирующими. Такими вариантами можно считать, например, косимую степь, прореженный порубкой лес и т. п. видоизменения, действительно представляющие собой антропогенные варианты данных исходных типов, а не посевы или посадки на месте полностью разрушенных фитоценозов.

в) Включенное в формулировку понятия слово «якобы» указывает, что автором признается способность всех вообще искусственных фитоценозов к самовозобновлению. В подтверждение же этого приводится лишь ссылка на то, что «некоторые заведомо искусственные лесные насаждения в степях оказались способными к самовозобновлению» (стр. 285). Какие именно это насаждения, в чем проявилась их способность к возобновлению, какова степень проявления этого процесса — все это остается у автора нераскрытым. Студент должен полагаться на веру. Слово «якобы» обязывает признать и то, что посевы зерновых, посадки капусты, свеклы и т. п. культур также самовозобновляются.

г) Обусловленность природного фитоценоза историческим развитием как одним из условий его формирования подвергается со стороны А. П. следующей критике: «Историческое развитие» имеет всякое засеянное поле. Это — процесс искусственного отбора и совершенствования разводимых растений, история культивируемой флоры, история подготовки для нее необходимых условий, история поля и т. д.» (стр. 285).

Этим и ограничивается характеристика «истории» агроценозов. Но здесь аналогия явно недостаточная, так как она учитывает одну сторону — лишь агрикультурную историю. Когда же говорят об истории природного фитоценоза, то имеют в виду естественноисторическую его обусловленность: длительность и определенную направленность процессов формирования, измеряемых соответствующими масштабами времени, в условиях трансформирующейся экологической среды. Отсюда (в известной степени) и устойчивость структуры, ее замкнутость, и свойственный данному типу фитоценоза порядок восстановления после нарушений, и другие признаки фитоценоза, исторически обусловленные, достаточно детально и с фитоценологических позиций описанные самим автором.

---

[1] Во-первых, надо было бы добавить еще и других авторов (см. совещ. 1935 г. Сов. бот. № 5 и другие публикации), во-вторых, принято цитировать авторов по последним работам, касающимся данного вопроса; так, наиболее полно сформулировано Алехиным определение фитоценоза в 1935 г.

Изучение агроценоза как особого объекта является весьма полезным, своевременным, так как мы должны стремиться к возможному усложнению агроценозов (например, травосмесей) по подобию природных. Поэтому фитоценотическое изучение агроценоза должно стать одной из актуальных задач фитоценологии, но отождествление этих двух понятий (природный фитоценоз и агроценоз) не правомочно.

3. Касаясь вопроса о нефитоценологическом понимании синузии, А. П. ссылается на В. В. Алехина и его учеников, которые «не находят нужным включить в число признаков синузии ее структурную фитоценотическую обособленность. По их мнению, синузии характеризуются составом из видов одной и той же жизненной формы» (стр. 143).

Представление о синузии как структурной единице действительно формулировалось Алехиным нечетко, иногда его определения были даже противоречивы, однако то же следует сказать и о терминах Б. А. Келлера, Последний, как указывал В. Н. Сукачев (1950), выражение «общежитие» употреблял в смысле жизненной формы, поэтому оно не синонимично синузии. Тем не менее автор разбираемой нами книги приводит келлеровскую трактовку понятия «общежитие» (стр. 120, раздел «Ярус и синузия») без каких-либо критических замечаний.

Что касается учеников Алехина, то они, насколько известно, вопросом о синузиях не занимались и своих вглядов не высказывали,[1] поэтому неоправданным является и упрек в их адрес в приведенной выше ссылке. В то же время умалчивается об авторах, действительно высказывавших взгляды, приписываемые ученикам Алехина, например о Е. М. Лавренко (1940), И. Х. Блюментале и О. А. Петровичевой (1951), И. Х. Блюментале и Л. А. Кириковой (1960) и других, выделяющих в качестве синузий преимущественно группы «экологически сходных» растений.

4. Следует отметить нивелирование автором направлений в отечественной геоботанике. Всюду говорится о единой монолитной советской геоботанической школе, в то время как существуют очень различные направления. Так, кроме ленинградского и московского, имеются направления — эстонское, казанское, днепропетровское и особое направление Л. Г. Раменского, и это очень хорошо, так как свидетельствует о творческом многообразии геоботанической мысли.

Сожаление вызывает замалчивание московского направления, о чем говорилось выше. В качестве дополнительного примера укажем, что при установлении площади выявления («минимального ареала») фитоценоза и, в частности, при описании его флористического состава совершенно не упоминаются исследования московских степеведов, выявивших специфику ареал-минимума для ассоциаций северных степей (Алехин, 1931) при одновременном цитировании работ, касающихся площади выявления лесных и луговых ценозов.

Приведенное выше показывает, что некоторые положения фитоценологии изложены автором без необходимой объективности, столь обязательной в учебнике.

5. В изложении материала весьма недостаточно выражена историческая точка зрения. Несколько исторических страниц, затерянных во введении, к тому же оторванных от всего контекста, ни в коей степени не дают представления об историческом процессе развития понятий и методов геоботаники. А между тем история развития изучаемой дисциплины должна найти отражение в программе для вузовских курсов.

Знание истории профилирующей дисциплины имеет также педагогическое значение, так как избавит начинающих исследователей от самонадеянности, от мнимого первооткрывательства.

6. Одновременно следует отметить как удачные разделы, посвященные сезонным и разногодичным изменениям фитоценозов, их сменам во времени (сукцессиям), биотическим и антропогенным факторам. Эти разделы по объему занимают около трети всей книги; по детальности и всесторонности разработки они представляют собой лучшие страницы учебника. В геоботанической литературе подобная сводка вопросов отсутствует.

7. Необходимо отметить крайне недостаточные в тексте ссылки на литературные источники и бедность иллюстративного материала.

Все сказанное приводит нас к вопросу о том: каким должен быть вообще в настоящее время курс геоботаники (фитоценологии)? Представляется, что при современном состоянии знаний курс геоботаники должен излагаться не только на уровне учебника, но и на уровне руководства, т. е. учебного пособия повышенного типа. Последнее обязано включать не только достаточную сумму знаний в области данной дисциплины, но и способствовать выработке научного мышления, должно учить критически осваивать основные положения науки.

Какими средствами все это достижимо. В первую очередь объективным, всесторонним изложением основ геоботаники. При этом критический анализ главнейших вопросов фитоценологии как отечественной, так и зарубежной, вся проблематика науки должны стать неотъемлемой частью учебного руководства. В этом — решение задачи воспитания молодого исследователя, так как он обязан не только знать предмет, усвоив готовое, но и уметь самостоятельно научно мыслить.

---

[1] Моя статья, в которой я трактую синузии как структурные единицы фитоценоза, была опубликована уже после смерти А. П. Шенникова.

В изложении основ современной фитоценологии должно быть использовано возможно большее число разнообразных, целеустремленно выявленных конкретных материалов. При этом обязательным является не механическое более или менее гладкое вмонтирование в текст фактического материала, а органическая их слитность. Создание руководства, отвечающего указанным требованиям, является по существу своему, процессом исследовательским, особенно трудным потому, что представляет собой известный итог дисциплины — обобщение ее теоретических основ, выявление закономерностей.

Для осуществления такого курса необходимо многолетнее освоение и квалифицированный отбор огромного фактического материала при последовательном изучении его непременно с фитоценологических позиций. Короче говоря, курс может вырабатываться лишь в процессе личных исследований автора, сочетающихся со всесторонней его педагогической деятельностью в области фитоценологии. Создание такого курса является естественным, нераздельным завершением этой работы.

Необходимость в подобном монументальном руководстве, возможно, и будет иногда оспариваться на том основании, что достаточным является изложение кратко сформулированных основ дисциплины. Элементарные учебники такого типа несомненно также нужны, но это уже относится к общему курсу ботаники (или зоологии) для студентов-биологов всех специальностей, к почвоведению (или геоморфологии), читаемых для геоботаников и т. п.

Однако повторяем, курс по профилирующей специальности — фитоценологии — должен выявить ее многообразно проявляющуюся специфику, подвести учащегося к аналитическому изучению фитоценоза, к обоснованному раскрытию его закономерностей и закономерностей растительного покрова в целом, т. е. изложить систему знаний данной дисциплины со всей возможной в учебном руководстве теоретической глубиной.

Несмотря на приведенные критические замечания, учебник А. П. Шенникова соответствует высказанным выше требованиям к руководству по профилирующему курсу.

Не приходится сомневаться в том, что причиной некоторой незавершенности этого труда, далеко не полной реализации больших творческих возможностей Александра Петровича Шенникова явилась его преждевременная смерть. Но и в его настоящем виде это руководство является наилучшим в учебной литературе по геоботанике (фитоценологии), что не исключает, однако, необходимости в его дальнейшем усовершенствовании.

Литература

Алехин В. В. (1931). Русские степи и методы исследования их растительного покрова. Бюлл. МОИП. Отд. биолог., нов. сер., 3/3. — Алехин В. В. (1934). Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 6. — Алехин В. В. (1935). Проблемы фитоценоза и некоторые новые фактические данные. Уч. зап. МГУ, 4. Биология. — Блюменталь И. Х. и О. А. Петровичева. (1951). Геоботанический очерк высокогорных мелкоосоковых пастбищ Северо-Западного Кавказа. — Блюменталь И. Х. и Л. А. Кирикова. (1960). Геоботанический очерк высокогорных мелкоосоковых пастбищ Северо-Западного Кавказа. Уч. зап. ЛГУ. Геоботаника. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. — Быстриков Ф. В. (1933). Лен и рыжик в борьбе за влагу, свет и удобрение. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., сер. III, 3 (5). — Воронов А. Г. (1963). Геоботаника. — Комаров В. Л. (1901). Флора Маньчжурии. Введение. Acta Horti Petropolitanii, XX. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. — Марков М. В. (1962). Общая геоботаника. — Сукачев В. Н. (1950). О некоторых основных вопросах фитоценологии. В кн.: Вопросы ботаники. I. — Шенников А. П. (1934). Что такое геоботаника. Бот. журн. СССР, 19, 4. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника.

Г. И. Дохман.

Московское отделение
Всесоюзного ботанического общества.

(Получено 20 VIII 1965).

УДК 019.941 : 084.4) : 581.47+581.48 : 551.79

Н. Я. Кац, С. В. Кац и М. Г. Кипиани. Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. Изд. «Наука», 1965.

Новая книга Н. Я. Кац, С. В. Кац и М. Г. Кипиани заполняет существенный пробел в мировой палеоботанической литературе. Специалисты, работающие в области палеокарпологии, получили в свои руки определитель, охватывающий современные и ископаемые семена и плоды более чем 1000 видов, относящихся к 107 семействам; разветвленная система ключей для определения плодов и семян и атлас, состоящий более чем из 2000 рисунков и микрофотографий, значительно облегчают трудоемкие работы по определению. Книга содержит раздел, освещающий место палеокарпологии среди других ветвей палеоботанической науки, методику палеокарпологического анализа, даются сведения о составе четвертичных семенных флор различных районов СССР. Определитель рассчитан на широкий круг читателей, начиная со студентов и кончая палеоботаниками и геологами, и призван способствовать развитию сравнительно молодой еще науки — палеокарпологии.

Однако всецело приветствуя издание этого ценного справочника, мы считаем необходимым сделать некоторые критические замечания.

Очень жаль, что раздел «Методика палеокарпологического анализа» составлен излишне кратко. В том виде, как он представлен в книге, он мало что добавляет к методическим указаниям П. А. Никитина (1957 г.) и П. И. Дорофеева (1960 г.). К сожалению, этот раздел содержит и явные неточности; в частности, вопреки указаниям авторов атласа (стр. 11), образцы породы (в том числе и глинистой!) значительно легче распускаются в воде, если их промывать в природновлажном состоянии — высушивание усложняет дезинтеграцию, а иногда делает ее невозможной. Едва ли целесообразно использование питьевой соды при промывке твердых пород — двууглекислый натрий является слишком слабым реагентом и практически не способствует распадению породы. Неверно указание, что «органические образцы» менее трудоемки по сравнению с минеральными (стр. 14) — полная обработка торфов и бурых углей обычно отнимает значительно больше времени, нежели изучение обычных песчано-алевритовых осадков (при прочих равных условиях), и т. д.

Имея в виду начинающих палеокарпологов, методический раздел следовало бы дополнить кратким описанием морфологической терминологии семян и плодов с критической оценкой степени важности тех или иных морфологических признаков и с замечаниями по поводу постфоссильных изменений диаспор.

Раздел «Карпологические флоры четвертичного периода по ярусам и районам» составлен очень схематично. Допущен ряд неточностей; так, на стр. 24 (сноска) справедливо отмечено, что «экзоты бывают представлены как теплолюбивыми, так и холодостойкими формами», а на стр. 32, говоря о находках в Низовом Поволжье *Selaginella selaginoides*, авторы указывают, что она «относится к холодостойким и потому не входит в подсчет экзотов». Описывая состав флор различных горизонтов антропогена, авторы не останавливаются на особенностях выбранной ими стратиграфической схемы. В частности, неясно, какой объем вкладывается в понятия «нижний плейстоцен», «средний плейстоцен» и т. д. Это приводит к ошибкам в трактовке представлений других исследователей; например, П. А. Никитин проводил нижнюю границу четвертичной системы в подошве миндельских слоев; осадки эпохи максимального оледенения и рисс-вюрмского межледниковья он считал среднечетвертичными, а вюрмские и все пост-вюрмские отложения, включая голоцен, называл верхнечетвертичными. Своеобразие этой стратиграфической разбивки антропогена не учтено авторами рецензируемой книги, в результате чего у читателя может создаться впечатление, что Никитин датировал пойменные торфяники Воронежской области «вюрмским» (доголоценовым) временем (стр. 30) или сопоставлял «диагональные пески» Оби и Иртыша с эпохой древнечетвертичного (миндельского) оледенения (стр. 33).

При описании четвертичных флор Западной Сибири авторы ограничились очень кратким изложением двух работ Никитина, посвященных сибирскому «миндель-риссу», обойдя молчанием его представления о «коссожской фазе» в Сибири (1936 г.), о флорах террас р. Томи (1939 г.); не упоминаются также опубликованные В. А. Николаевым (1962 г.) данные о голоценовой (суббореальной) флоре высокой поймы р.Оби, еще в сороковых годах изученной Никитиным.

Ключи для определения ископаемых плодов, семян и других макрофоссилий (стр. 41—109) представляют собою, по-видимому, наиболее ценную часть Определителя; выявить достоинства и недостатки этих ключей можно лишь в процессе длительной работы с ними, хотя уже сейчас можно отметить, что начинающий палеокарполог столкнется здесь с известными трудностями из-за отсутствия объяснений морфологических терминов (рубчик, «стилоплодий», халаза, присемянник, гипантий и т. п.) и ряда неудачных выражений («мегаспоры без пузырей», стр. 42; «выемка в виде толстой клешни», стр. 48; «семена . . . до запятовидных», стр. 64; «морщинки . . . напоминают головной мозг», стр. 55, и др.). Кроме того, здесь следует упомянуть, что использование ключей предполагает полную, совершенную сохранность ископаемых. Например, плодики березы в процессе фоссилизации очень часто (в 75% случаев) утрачивают крылышки; определить такие ископаемые с помощью ключей невозможно даже до рода.

Авторы указывают, что в раздел «Описание плодов, семян и спор» включались в первую очередь «. . . виды, уже встреченные в ископаемом состоянии в пределах СССР. Во вторую очередь были включены виды, нахождение которых в будущем наиболее вероятно в отложениях плейстоцена». К сожалению, в Определитель не включены многие обычнейшие ископаемые антропогена Западной Сибири, в частности, *Juncus arcticus*, *J. gerardii*, *Papaver nudicaule*, *Potentilla nivea*, *Archangelica decurrens*, *Lactuca sibirica* и др.; эти виды следовало бы поместить в Определителе, тогда как целый ряд злаков и бобовых, например, можно было бы опустить без особого ущерба, так как слишком мало шансов встретить их в ископаемом состоянии. Трудно ожидать также обнаружения в позднем плиоцене, а тем более в плейстоцене остатков *Taxodium*, *Sequoia*, *Epipremnum cristatum* и некоторых других типично «тургайских» родов и видов, включенных в Определитель (впрочем, такие остатки могут быть переотложены).

Приходится сожалеть, что в Определителе, как правило, не дается общего родового описания ископаемых, с разъяснением терминологии, с указанием характерных родовых признаков и тех черт, на которые следует обращать особое внимание при видовой идентификации. Отсутствие таких родовых описаний часто затрудняет понимание видовых признаков диаспор не только для начинающего исследователя, но иногда даже и для специалиста. Так, при описании *Potamogeton vaginatus* указано, что косточки его не имеют «плечика у крышки», и в то же время «крышка . . . не доходит до носика на 1/3 ширины бока» (стр. 127). Неясно, что же тогда авторы Определителя называют «плечиком»? Отсутствие родовых описаний не позволяет с помощью Определителя идентифицировать легко узнаваемые фрагменты семян таких родов, как *Aldrovanda*, *Daphne*, *Staphylea*, *Lymnanthemum*, *Sambucus*, *Naumburgia* и т. п. В то же время диагностические признаки отдельных видов в некоторых родах подчеркнуты совершенно недостаточно. Так, описание семян *Aldrovanda vesiculosa* L., приведенное в тексте (стр. 193), столь же хорошо отвечает семенам вымерших видов альдрованды — *A. intermedia* R. et Ch. и *A. eleanorae* Nikit.; описания *Phellodendron amurense* Rupr. и *Ph. sachalinense* Sarg. (стр. 204) практически тождественны (указано, что последний вид имеет «несколько другие» размеры: 6—5.2×2.75—3.2 мм против 6—4.75×2.7—3 мм у *Ph. amurense*; к сожалению, читателю трудно понять, в чем же заключается различие размеров и к какому виду должно быть отнесено семя, величиною, к примеру, 5×2.8 мм). В качестве диагностических видовых признаков семян фиалок (стр. 212—213) авторы указывают в большинстве случаев величину и форму присемянника (обычно не сохраняющегося при фоссилизации) и цвет семян — признак, тоже практически почти неприменимый при изучении ископаемых семян и плодов; например, «белые» косточки *Rubus idaeus* (стр. 197) даже в голоценовых отложениях имеют коричневато-серый цвет, а в более древних осадках их окраска варьирует от золотисто-коричневой до почти черной; ископаемые же семена фиалок, как правило, окрашены в различные оттенки серовато-коричневого цвета и не показывают характерных для многих современных видов мраморовидных разводов или пятен.

Очень редко и скупо описывают авторы обычно хорошо сохраняющиеся в ископаемом состоянии детали строения внутренней поверхности оболочки семян и плодов — признак, позволяющий иногда безошибочно идентифицировать родовую принадлежность макрофоссилий даже в случаях казалось бы безнадежно плохой сохранности (*Ceratophyllum*, *Ranunculus*, *Batrachium*, *Rubus*, *Aralia* и др.).

Пользование Определителем затрудняется отсутствием строгой системы в описании диаспор; так, например, при описании видов рода *Eriophorum* в одном случае принят такой порядок описания плодиков: цвет—размер—блеск—характер граней—очертания—особенности основания—особенности верхушки—характер стенок (*E. brachyanthemum* Trautv., стр. 138). В другом случае описание ведется по иной схеме: характер стенок—цвет—форма (в разрезе)—характер граней—очертания—верхушка—основание—размер (*E. angustifolium* Roth, стр. 138); третий случай: цвет—блеск—характер граней—очертания—основание—верхушка (размер не указан, — *E. russeolum* Fries, стр. 139), и т. д. Описано 8 видов *Eriophorum*, и лишь в двух случаях сохраняется одинаковый порядок описания. Подобная бессистемность проявляется и в других местах Определителя, поэтому трудно бывает найти в нем, например, размеры того или иного ископаемого.

Вообще с измерениями семян и плодов в Определителе не все благополучно. В ряде случаев размеры не приведены вообще[1] (см., например, описания *Azolla interglacialica*, *Potamogeton oxyphyllus*, *Najas graminea*, видов *Zostera*, *Ceratophyllum pentacanthum*, *Potentilla supina*, *Dasiphora fruticosa* и др.), зато иногда они указываются дважды (например, у *Salvinia natans*); в некоторых случаях неясно, как произведено измерение (в частности, как измерялась ширина орешка многих видов берез, с крылом или без крыла? — стр. 157, 158). Трудно понять такие, например, указания на размеры: «семена 6×6.5×3.75—4×2—3 мм» (*Pyrus communis* L., стр. 195) или «косточки 2—2.7×1—1.5×0.85×1 мм» (*Rubus idaeus* L., стр. 197). На стр. 140 сказано, что размеры орешка *Scirpus melanospermus* C. A. Mey. составляют 1.2—1.4×0.8—1.2 мм, а при описании *S. supinus* L. (стр. 141) указывается, что последний вид «отличается от *S. melanospermus* . . . несколько большей величиной — длина его 1—1.5 мм против 1 мм у *S. melanospermus* . . . Почти полностью отсутствуют сведения об изменении величины семян и плодов в процессе фоссилизации.

---

[1] Отсутствие указания на масштаб рисунков в «Атласе» усугубляет этот недостаток.

Во многих случаях недостаточно учтены колебания размеров семян и плодов. Так, авторы указывают, что длина семянок *Ranunculus flammula* составляет 1.24—1.52 мм, тогда как даже современные экземпляры показывают вариации в длине от 1.1 до 1.9 мм; наименьшая длина орешков *Betula nana* по Определителю равна 1.5 мм, тогда как нередко встречаются современные вполне зрелые орешки длиною 1.2—1.3 мм (а ископаемые даже 1.0 мм). Для *Hippuris vulgaris* авторы приводят размеры 1.5—1.9×0.8—1.0 мм, тогда как величина современных плодиков варьирует в пределах 1.2—2.0×0.75—1.2 мм (а ископаемых, среднеплейстоценовых,[2] даже 0.9—2.1×0.56—1.05 мм, причем более 50% из них имеют длину, меньшую 1.5 мм и ширину, меньшую 0.8 мм). Количество примеров можно было бы умножить.

Следует упомянуть о том, что ценность Определителя (особенно для начинающего палеокарполога) ощутимо снижается из-за отсутствия указаний на стратиграфическое распространение отдельных видов — авторы в большинстве случаев ограничиваются указанием «плейстоцен», без детализации и уточнения. Это же относится и к «Атласу», где было бы весьма желательным указывать местонахождение, откуда происходит тот или иной ископаемый объект (по-видимому, было бы целесообразно указывать и происхождение современных образцов — семена и плоды того или иного вида из разных участков его ареала показывают иногда значительные вариации по форме и величине).

В описании макрофоссилий в ряде случаев допущены неточности. Так, едва ли возможно называть семена *Pinus cembra* L., *P. koraiensis* S. et Z., *P. pumila* Rgl. орешками (стр. 103, 115, 116); навряд ли может быть признано удовлетворительным такое описание семян *Taxodium distichum*: «Семена серые, удлиненные, смолистые» (стр. 117); описание *Potamogeton natans* L. (стр. 124) не охватывает эндокарпов, лишенных плечика; орешек *Heleocharis acicularis* назван «чечевицеобразным» (стр. 143; тот же эпитет отнесен и к семенам *Menyanthes trifoliata!*); при описании видов *Heleocharis* многократно употребляется термин «стилоплодий» (вместо «стилоподий» — буквально «подстолбие», stylopodium); описание семянок *Dasiphora fruticosa* (стр. 198: «Семянки густо-длинноволосистые») неточно и явно недостаточно для идентификации; описание поверхностной скульптуры *Padus racemosa* («мелкоточечно-бугорчатая», стр. 201) крайне приблизительно; род *Stephanandra* (из *Rosaceae*) включен в сем. *Staphyleaceae*; трудно понять, по какому принципу расположены описания видов внутри больших родов (и даже родов внутри семейства — ср., например, стр. 161, где принят следующий порядок описания: *Morus alba—Humulus lupulus—Morus nigra*); сомнительно утверждение, что *Teucrium tatianae* Nikit. — «вид, близкий к *T. polium* L.» (стр. 230; *T. tatianae* морфологически и систематически далек от названного вида и наиболее близок, по-видимому, к *T. hyrcanum* L., распространенному у нас на Кавказе, а также в Иране) и т. д. Приведенными замечаниями, к сожалению, не исчерпываются многочисленные неточности и небрежности, встречающиеся в тексте.

Большим достоинством рецензируемой книги является хорошо составленный атлас — 86 таблиц рисунков и 8 таблиц микрофотографий (общее количество фигур превышает 2000). Использование атласа облегчается тем, что подписи к рисункам размещены непосредственно на таблицах (пример, достойный подражания!). Подавляющее большинство рисунков выполнено технически грамотно, хорошо воспроизведено при печати и будет служить ценным подспорьем при определении ископаемых семян и плодов (наименее удачны изображения плодиков *Ruppia*, ореха *Corylus*, семян *Corispermum* и *Brasenia*). К сожалению, почти нигде в Атласе не указан размер увеличения фигур, поэтому с его помощью невозможно наглядно представить себе, например, соотношения размеров орешка *Betula*, эндокарпов *Pterocarya* и *Juglans* (табл. 26 и 27) — все эти объекты показаны равновеликими.

Таблицы микрофотографий также производят хорошее впечатление, хотя масштаб изображений выбран не всегда удачно (например, семянки *Zannichellia*, орешки *Teucrium* и семена *Chenopodium* лучше было бы показать при меньшем увеличении). Недостаточно хорошо воспроизведены фотографии *Allium*, *Luzula*, *Ulmus*, *Dipsacus* и некоторых сложноцветных.

В заключение необходимо отметить следующее. В книге Н. Я. Кац, С. В. Кац и М. Г. Кипиани, особенно во вводных ее главах, использована еще неопубликованная статья автора настоящей рецензии — «О методике палеокарпологического анализа». Я не возражал против использования рукописи (хотя и не представлял себе масштабов этого использования; думается, что авторы книги могли бы заранее ознакомить автора рукописи с разделами, написанными на ее основе). Значительно хуже то, что в ряде случаев мне были приписаны такие утверждения, за которые я не могу нести никакой ответственности. Так, например, авторы указывают, что среди ископаемых *Sparganium multiloculare* «встречаются (по В. П. Никитину) косточки десяти и более гнездные» (стр. 121), тогда как среди нескольких тысяч эндокарпов этого вида, просмотренных нами, не встречались экземпляры с числом гнезд больше семи. Еще более удивительна ссылка на В. П. Никитина при утверждении, что *Juglans mandshurica* известен из плейстоцена Западной Сибири (! — стр. 156). Автор этих строк пользуется случаем официально заявить, что нигде и никогда, ни в печатных работах, ни в рукописях он не указывал на находки маньчжурского ореха; больше того, он считает присутствие *Juglans mandshurica* в антропогене Западной Сибири абсолютно невозможным, а в палеогене или неогене — весьма маловероятным.

---

[2] Из ископаемой флоры аула Жас-Кайрат на р. Иртыше.

Подведем итоги. Хорошая и нужная книга, основанная на богатом фактическом материале и подготовленная с большим трудолюбием и с любовью, издана, к сожалению, с многочисленными неточностями, которые легко могли быть устранены при более тщательной подготовке рукописи. Атлас и определитель безусловно послужат подспорьем для палеоботаников, изучающих ископаемые флоры антропогена СССР, а отмеченные здесь недочеты должны быть учтены авторами при возможном переиздании книги.

В. П. Никитин.

Палеокарпологическая партия
Комплексной тематической
экспедиции
Новосибирского геологоуправления.

(Получено 26 VII 1965).

УДК 019.941 : 581.9 (—87).

Н. В. Павлов. Ботаническая география зарубежных стран. Части I и II. 310 стр. Изд. «Высшая школа», М., 1965. Допущено Министерством высшего и среднего специального образования в качестве учебного пособия для университетов и педагогических институтов.

Несмотря на большой прогресс в развитии ботанических исследований, до последнего времени как в отечественной, так и в мировой литературе остро ощущается недостаток сводных, обобщающих работ, дающих целостное представление о флоре и растительности отдельных территорий земного шара. Накопившийся огромный фактический материал распылен в многочисленных публикациях, труднодоступных не только для учащихся, но и для специалистов. Этот материал к тому же неравноценен по глубине проработки, форме изложения, не говоря уже о различиях в методике сбора, поэтому его обобщение и сопоставление обычно бывает сопряжено со значительными трудностями. Опубликованная около 30 лет назад работа А. П. Ильинского (1937), давно ставшая библиографической редкостью, уже не отражает современного уровня ботанической изученности ряда территорий. Широко задуманная монография Г. Вальтера (Walter, 1962) пока доведена публикацией лишь до первого тома, посвященного растительности тропиков и субтропиков.

С особенно большими затруднениями сталкиваются учащиеся высших учебных заведений — ботаники и географы — при изучении курса ботанической географии. В учебной литературе долго не было руководства, дающего достаточно полное представление о растительном мире зарубежных стран. Аналогичные затруднения в той или иной степени испытывают и преподаватели высших учебных заведений, а также ботаники, работающие в научных учреждениях и других организациях, когда в процессе работы возникает необходимость в короткий срок получить достаточно полную информацию о растительном мире той или иной зарубежной территории, ознакомиться с перечнем основной литературы по этому вопросу.

Поэтому следует приветствовать выход в свет в издательстве «Высшая школа» первого тома руководства Н. В. Павлова по ботанической географии зарубежных стран. Том заключает в себе две части. В первой части дана ботанико-географическая характеристика континентальной Азии — Ливана, Израиля, Синайского полуострова, п-ова Аравия, Турции, Сирии, Ирана, Ирака, Афганистана, Индии, Пакистана и Непала, Монголии, Китая, Бирмы, Таиланда, Вьетнама, п-ова Малакка и п-ова Корея. Во второй части, посвященной островной Азии, Австралии и Океании, описана флора и растительность Цейлона, Зондских островов, Филиппин, Новой Гвинеи, Австралии и Тасмании, Новой Каледонии, Новой Зеландии с прилегающими островами, Гавайских островов, о-вов Самоа и Фиджи, Алеутских островов, Японии и о. Тайвань. В последующих частях предполагается дать описание флоры и растительности Европы, Африки и Америки.

К сожалению, какого-либо единого принципа в подразделении характеризуемых территорий на условные области в работе усмотреть нельзя. Часто границы этих областей совпадают с политическими границами соответствующих государств (Ливан, Израиль, Турция, Иран, Афганистан, Бирма, Таиланд, Япония и др.). В других случаях описаны совместно территории нескольких государств, «связанных географической общностью и историей исследования» (например, Индия, Пакистан и Непал, а также под рубрикой «полуостров Аравия» Йемен, Аден и Саудовская Аравия). Иногда описываются отдельно части государств (Синайский полуостров, о. Тайвань). Такой подход, как указывает автор, определяется удобством изложения. Однако книгой было бы удобнее пользоваться, если бы какой-либо определенный принцип расчленения зарубежных территорий на области был выдержан более строго.

Для выделенных территориальных подразделений сначала приводятся краткие сведения о площади и численности населения соответствующих государств, их групп или частей, затем сообщаются основные данные о строении поверхности, о гидрографии и климате. После краткой справки об истории ботанических исследований характеризуется флора территории, указывается численность видов, эндемизм, генетические связи. Несколько подробнее описывается растительность: дается общая характеристика закономерностей ее размещения, рассматривается распределение зональных типов на равнинах, поясность в горах, описываются в общих чертах основные типы растительности, а иногда и формации. В ряде случаев отдельно дается описание водной растительности. Раздел обычно заканчивается перечнем основного фонда культурных растений рассматриваемой территории. В целом ботаническая характеристика той или иной области выглядит сжатой, лаконичной и несколько конспективной. Пропорции между отдельными главами не всегда соблюдены, что объясняется главным образом неодинаковым уровнем ботанической изученности разных территорий. К сожалению, однотипность изложения и внутри глав выдержана не везде. Так, например, для территории Монгольской Народной Республики приводится список сорняков, но ничего не говорится о возделываемых растениях. Это тем более странно, если учесть, что автор книги знаком по личным впечатлениям с растительным миром МНР. Почти ничего, за исключением упоминания о посадках бамбуков, не сказано и о культурной флоре Японии. В списках растений, характерных для тех или иных формаций, далеко не всегда выделены доминирующие виды.

Хотя основной фонд мировой ботанико-географической литературы автором освоен, но вызывает сожаление пропуск ряда важных источников. Так, по территории Израиля автором не использованы интересные работы Бойко, М. и Д. Зохари, Оршана и др. (Boyko, 1954; M. Zohary, 1960; M. Zohary a. Orshan, 1954; Orshan a. D. Zohary, 1955; Orshan a. M. Zohary, 1963; M. Zohary a. Feinbrun, 1951). При характеристике растительности Объединенной Арабской Республики пропущены работы В. П. Бочанцева (1963а, 1963б), Кассаса и др. (Kassas, 1953; Kassas a. Imam, 1959, 1954), Дэвиса (Davis, 1953), Тадроса (Tadros, 1953) и Мигахида (Migahid, 1947). Описание растительности Турции было бы более полным, если бы были приняты во внимание работы Биранда (Birand 1960), Вагенитца (Vagenitz, 1962), Вальтера (Walter, 1956), Маркграфа (Markgraf, 1958, 1961) и Регеля (Regel, 1959). Очерк растительности Сирии выглядит обедненным без учета работ Л. Е. Родина (Родин, 1964; Виноградов и Родин, 1964) и Нааля (Nahal, 1960, 1962). «Не повезло» и Ираку; для этой территории оказались пропущенными труды Агнеу (Agnew, 1962), Хадака (Hadac a. Agnew, 1963) и Регеля (Regel, 1957). Остались неиспользованными важная работа М. Зохари (M. Zohary, 1963) по Ирану, статьи О. Е. Агаханянца (1961) и Нойбауера (Neubauer, 1955) по Афганистану.

Ознакомление со списком использованной литературы показывает, что автору остались неизвестными и новые работы по растительности Индии — сводка Легри (Legris, 1963), монография Пури (Puri, 1960) по лесам, статьи о классификации растительных сообществ (Bharucha a. Shanbhag, 1956). Упущена обстоятельная монография Шмида (Schmid, 1962) о растительности Вьетнама. Очерк растительности КНР и МНР, конечно, выиграл бы, если бы автором были использованы работы Е. М. Лавренко (1959), Н. Е. Кабанова (1962б, 1962в, 1962г) и В. И. Грубова (1959). По Индонезии не учтены статьи Н. Е. Кабанова (1962а) и Ан. А. Федорова (1962). Вне поля зрения автора осталась переведенная на русский язык монография Ричардса (1961) о тропических дождевых лесах. В библиографии по Гавайским островам последняя работа датирована 1939 годом, между тем впоследствии появился ряд важных источников, в том числе статьи Фосберга (Fosberg, 1959) и Эглера (Egler, 1947). Много пропусков имеется и в библиографии по Австралии, в частности осталась незамеченной работа Костина (Costin, 1957) о высокогорной растительности. Приведенный перечень литературных пропусков далеко не является исчерпывающим, однако он показывает, что автор построил характеристику растительности разных стран преимущественно на старых источниках; новейшая литература, появившаяся в течение двух последних десятилетий, им почти не принята во внимание.

Читая книгу Н. В. Павлова, невольно задумываешься над тем, как велик вклад русских (советских) ученых в изучение растительного мира ряда зарубежных стран. В ней отражены работы А. Н. Краснова и М. И. Голенкина на Зондских островах, К. И. Максимовича в Японии, В. Л. Комарова, а позднее Ан. А. Федорова в КНР, В. В. Сапожникова, И. М. Крашенинникова, В. И. Грубова и А. А. Юнатова в МНР, Н. И. Вавилова в Афганистане, П. Чихачева, Н. М. Альбова, Б. К. Шишкина и П. М. Жуковского в Турции, А. А. Бунге, Г. И. Радде, М. П. Петрова в Иране.

Изложение значительно выиграло бы, если бы характеристике растительности отдельных стран был предпослан краткий вводный очерк, раскрывающий самые общие закономерности распределения растительности на земном шаре. Без такой главы книга превращается в собрание частных, не связанных друг с другом характеристик растительного мира отдельных стран, очень напоминающих очерки, публикуемые в энциклопедиях.

Вызывает удивление, что нигде в книге не изложены принципы принятой автором классификации растительности земного шара, нет общей характеристики основных типов растительности. Поэтому читателю не всегда ясно, в каком объеме понимает автор те или иные подразделения растительного покрова. Едва ли правильна, в частности, трактовка сообществ с господством *Festuca nubigena*, встречающихся на вершинах наиболее крупных гор о. Ява как «альпийской степи» (стр. 207).

Характеристики флоры и растительности отдельных территорий точны, но, пожалуй, слишком лаконичны. К сожалению они преподносятся читателям как комплекс непреложных истин, в то время как дискуссионные, спорные моменты не излагаются.

Книга стала бы более интересной и поучительной, если бы в ней были показаны столкновения идей, различные противоречивые концепции, раскрыты разные подходы к изучению и освещению одних и тех же природных явлений. Включение в соответствующие разделы материалов, характеризующих науку в ее непрерывном развитии, раскрывающих сущность различных методов, повысило бы ценность труда и как учебника, и как справочного пособия для специалистов.

Книгу обедняет полное отсутствие каких-либо иллюстраций. Между тем нет нужды доказывать, что карты, схемы, рисунки, фотографии отдельных растений, их сообществ и ландшафтов сильно оживили бы изложение, сделали бы работу более привлекательной, облегчили бы усвоение студентами фактического материала.

Местами автор отступает от общепринятых русских наименований растений. Так, например, *Phyllodoce coerulea* названа «голубым вереском», *Rhododendron chrysanthum* — «золотистой кашкарой» (стр. 181). Странно звучит в слишком дословном переводе термин «туманный лес» (стр. 201, 203, 229, 257), русский эквивалент немецкого Nebelwald (лес, характерный для пояса туманов).

Нельзя не отметить, что книга лишена необходимого справочного аппарата — указателей русских и латинских названий растений, предметного указателя и индекса географических наименований.

Приведенные критические замечания не отражаются на положительной в целом оценке рассматриваемой книги, основные достоинства которой очевидны. Эти замечания направлены лишь на улучшение текста и оформления в следующих частях, а также, быть может, и во втором издании, необходимость которого, вероятно, вскоре возникнет. Рассматриваемый здесь первый том «Ботанической географии зарубежных стран» и в том виде, в котором он опубликован, представляет определенную ценность как учебное пособие для студентов и как настольная справочная книга для специалистов-ботаников. Желательно скорейшее опубликование последующих частей этого руководства с учетом имеющихся критических замечаний.

Литература

Агаханянц О. Е. (1961). Растительность северо-восточного Афганистана. Сб. трудов Таджикского филиала Географ. общ. СССР, 2. — Бочанцев В. П. (1963а). Изучение пустынь в ОАР. Вестн. АН СССР, 9. — Бочанцев В. П. (1963б). Вторая поездка в ОАР. Бот. журн., 6. — Виноградов Б. В. и Л. Е. Родин. (1964). Ландшафты сирийской пустыни. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 16. — Грубов В. И. (1959). Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. — Ильинский А. П. (1937). Растительность Земного шара. — Кабанов Н. Е. (1962а). Бамбуковые леса в Южном Китае. Сообщ. Лабор. лесовед. АН СССР, 6. — Кабанов Н. Е. (1962б). В тропических лесах Индонезии. Вестн. АН СССР, 9. — Кабанов Н. Е. (1962в). Саванны в провинции Юньнань (Китай). Пробл. ботаники, 6. — Кабанов Н. Е. (1962г). В лёссовой провинции Китая. — Лавренко Е. М. (1959). О степной растительности лёссовых холмов в восточной части провинции Гансу в КНР. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Ричардс П. У. (1961). Тропический дождевой лес. — Родин Л. Е. (1964). Пастбища и геоботаническое районирование Сирийской Арабской Республики. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 16. — Федоров Ан. А. (1962). Советские ботаники в Индонезии. Бот. журн., 12. — Agnew A. (1962). A study of the oak forests of Gara Mountain, Mosul Liva. Proceedings of the Iraqi Scient. Society, 5. — Bharucha F. B. a. G. Y. Shanbhag. (1956). Classification of the vegetation of India, Pakistan and Burma according to effective precipitation. Proceedings of the National Institute of Sciences of India. Part B, 22, 4. — Birand H. (1960). Erste Ergebnisse der Vegetations-Untersuchungen in der zentralanatolischen Steppe. I. Halophytengesellschaften des Tuzgölü. Bot. Jahrb. Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 79, 3. — Boyko H. (1954). A new plant-geographical subdivision of Israel (as an example for Southwest Asia). Vegetatio, 5—6. — Costin A. B. (1957). The high mountain vegetation of Australia. Asutralian Journ. of Botany, 5, 2. — Davis P. H. (1953). The vegetation of the deserts near Cairo. Journ. of Ecology, 41, 1. — Egler F. E. (1947). Arid southeast Oahu vegetation, Hawaii. Ecological Monographs, 17, 4. — Fosberg F. R. (1959). Upper limits of vegetation on Mauna Loa, Hawaii. Ecology, 40, 1. — Hadac E. a. A. Agnew. (1963). Plant communities of Helgard Mountain, Iraq. Bull. of the Iraq natural history Inst., Univ. of Baghdad, 2, 6. — Kassas M. (1953). Habitat and plant communities in the Egyptian desert. II. The features of a desert community. Journ. of Ecology, 41, 2. — Kassas M. a. M. Imam. (1959). Habitat and plant communities in the Egyptian desert. IV. The gravel desert. Journ. of Ecology, 47, 2. — Kassas M. a. M. Imam. (1954). Habitat and plant communities in the Egyptian desert. III. The wadi bed ecosystem. Journ. of Ecology, 42, 2. — Kassas M. a. M. A. Zahram. (1962). Studies of the ecology of the Red Sea coastal land. I. The district of Gebel Ataqa and El-Galala El-Bahariya. Bull. Soc. geogr. Égypte, 35.— Legris P. (1963). La végétation de l'Inde. Ecologie et flore. — Markgraf F. (1958). Waldstufen im West-Taurus-Gebiet. Veröf. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 33. — Markgraf F. (1961). Die Jahreszeitliche Entwicklung einer Steppenfläche bei Ankara. Mitt. Bot. Museum Univ. Zürich. — Migahid A. M. (1947). An ecological study of the «Sudd» swamps of the Upper Nile. Proceed. of the Egyptian Academy of Sci., 3. — Nahal J. (1960). La végétation forestière naturelle dans le Nord-Ouest de la Syrie. Rev. forest. française, 2. — Nahal J. (1962). Contribution à l'étude de la végétation dans le Baer-Bassit et le Djebel Alauite de Syrie. Webbia, 16, 2. — Neubauer M. F. (1955). Versuch einer Kennzeichnung der Vegetationsverhältnisse Afghanistans. Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, 60. — Orshan G. a. D. Zohary. (1955). Vegetation of the littoral salt marshes of Israel. Bull. of the Research council of Israel. 4, 4. — Orshan G. a. M. Zohary. (1963). Vegetation of the sand deserts in the Western Negev of Israel. Vegetatio, 11, 3. — Puri G. S. (1960). Indian forest ecology. A comprehensive survey of vegetation and its environment in the Indian subcontinent. 1—2. — Regel C. (1957). Beiträge zur Pflanzengeographie des Iraq. I. Die mediterrane Vegetation. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 33, 3. — Regel C. (1959). Vegetationszonen und Vegetationsstufen in der Türkei. Feddes repert. spec. n. regni veget., 138. — Schmid M. (1962). Contribution à la conaissance de la végétation du Viet-Nam: le massif Sud-Annamatique et les regions limitrophes. Thèses. Univ. de Paris. — Tadros T. M. (1953). A phytosociological study of halophilous communities from Mareotis (Egypt). Vegetatio, IV, 2. — Vagenitz G. (1962). Zur Kenntniss der Flora und Vegetation Anatoliens. Willdenowia, 3, 2. — Walter H. (1956). Vegetationsgliederung Anatoliens. Flora oder Allgemeine botanische Zeit., 143, 2. — Walter H. (1962). Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung, I. — Zohary D. (1953). Ecological studies in vegetation of the Near Eastern deserts. III. Vegetation map of the Central and Southern Negev. Palestine Journ. of Botany, VI, I. — Zohary M. (1960). The maquis of *Quercus calliprinos* in Israel and Jordan. Bull. of Research council of Israel. Sect. D, 9, 2. — Zohary M. (1963). On the geobotanical structure of Iran. — Zohary M. a. N. Feinbrun. (1951). Outline of vegetation of the Northen Negev. Palestine journ. of Bot., 5, 2. — Zohary M. a. Orshan G. (1954). Ecological studies in the vegetation of the near eastern desert. V. The Zygophylletum dumosi and its hydroecology in the Negev of Israel. Vegetatio, 5—6.

П. Л. Горчаковский.

Институт биологии
Уральского филиала
Академии Наук СССР,
г. Свердловск.

УДК 019.941 : 581.9 (235.223)

Л. И. Малышев. Высокогорная флора Восточного Саяна. Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. «Наука», М.—Л., 1965. 367 стр.

Выход в свет монографии Л. И. Малышева является значительным событием в ботанической географии Сибири и смежных территорий. Потребность в подобной работе давно ощущалась. По существу невозможно понять взаимоотношения флор различных нагорий Азии без детального знакомства с высокогорной флорой Восточного Саяна, одного из центральных звеньев грандиозной горной системы, протянувшейся через весь материк.

Как явствует из приведенного в книге подробного очерка истории ботанического изучения Восточного Саяна, последний очень выгодно отличался в отношении своей изученности от большинства других нагорий Сибири. И все же рецензируемая работа означает новый этап во флористическом исследовании Саян и всей Сибири. Впервые флора одной из ее горных систем изучена с тщательностью и полнотой, с которыми ранее изучались только европейские высокогорья (например, горы Скандинавии) и, что очень важно, изучена одним лицом, с единых позиций. За 7 летних сезонов автор с несколькими помощниками покрыл густой и равномерной сетью маршрутов почти всю территорию Восточного Саяна (включая многие ранее не посещавшиеся ботаниками районы), собрал и критически обработал огромный гербарий (10 000 листов). Были освоены и все сборы предыдущих коллекторов, благодаря чему мы имеем в полном смысле слова монографию о флоре.

Можно добавить, что автор книги является лучшим знатоком растительности Восточного Саяна, а его работа, снабженная весьма содержательным, насыщенным интересными фактами и обобщениями очерком растительности, по существу является монографией о растительном покрове в целом этой горной страны.

Любое живое, смотрящее вперед исследование не является мертвым итогом, это — база для новых поисков и исследований. И поэтому подробный разбор книги (включая анализ имеющихся в ней недочетов) должен в первую очередь помогать определить направление дальнейших исследований.

Во «Введении» излагается история флористического изучения Восточного Саяна; приводится карта маршрутов автора (1957—1963 гг.). Здесь же помещен перечень описанных автором новых таксонов, насчитывающий 8 видовых названий, несколько подвидов и разновидностей, а также список видов, впервые найденных им в Восточном Саяне или же весьма редких, а также видов, прежние указания о нахождении которых в Саянах были недостаточно достоверными (всего 50 названий).

Вторая половина «Введения» посвящена обоснованию принятой автором трактовки категорий «вид», «подвид», «разновидность». Малышев отмечает, что «сторонники монотипической концепции вида как бы застряли на аналитическом этапе исследований в своем стремлении описывать новые „виды“. Следование политипической концепции предполагает переход от анализа к синтезу, что приводит к установлению родственных отношений между таксонами и разработке внутривидовой систематики» (стр. 15). Автор справедливо подчеркивает, что исследование расовой дифференциации «предполагает обязательное сочетание методов сравнительно-морфологического и эколого-географического анализа», для чего крайне желательно изучение растений в полевой обстановке.

Подвидами автор называет прежде всего викариирующие географические расы, нечетко отграниченные в полосе контакта ареалов, однако на практике предпочитает пользоваться категорией «разновидность» (varietas) в том же значении — «во избежание излишней многоколенности в номенклатуре внутривидовых подразделений».

Вот определение вида, даваемое автором: «В соответствии с учением Дарвина, вид может быть охарактеризован как промежуточное между разновидностью и родом условное таксономическое понятие, принятое для обозначения реально существующих систем родственных организмов». «. . .Одинаково реально существуют, например, *Ranunculus borealis* и семейство *Ranunculaceae*» (стр. 11).

Однако реальность вида и реальность любого вышестоящего таксона, конечно, разного порядка. Успех в настоящее время политипической концепции во многом объясняется тем, что она получила поддержку в данных популяционной генетики, позволивших биологизировать наши представления о виде, нащупать естественные генетические и биологические критерии различения вида от ниже- и вышестоящих таксономических категорий. Вид — самая крупная таксономическая категория, в пределах которой еще наблюдается фенотипический и генетический континуум. Если разные виды, существуя в одной и той же местности, как правило, сохраняют свою индивидуальность (хотя и образуют нередко некоторое количество гибридов), расы (подвиды одного вида) в этом случае сливаются в одну популяцию; в полосе контакта ареалов двух рас одна из них постепенно «переливается» в другую, с образованием «ничейных», переходных популяций.

За пределами вида генетический континуум, как правило, невозможен; в исторической перспективе разные виды существуют и эволюционируют как вполне самостоятельные образования. Поэтому именно политипический вид, представляя замкнутую генетическую систему, имеет все основания стать основной единицей таксономии.

Согласно же монотипической концепции, «видом» именуется раса, сам же политипический вид трактуется как ряд (series), т. е. категория принципиально того же порядка, что и все вышестоящие таксоны. Тем самым утрачиваются сколько-нибудь серьезные критерии отличия вида от популяции; предел дробности выделения «видов» систематиками-монотипистами на практике зависит только от такта исследователя. Именно с этой точкой зрения наилучшим образом согласуется тезис об условности категории «species».

Глава «Физико-географические условия существования высокогорной флоры Восточного Саяна» состоит из 3 разделов: 1-й посвящен рельефу, геологическому строению, климату и почвам, 2-й — растительности, 3-й — ботанико-географическому (по существу, геоботаническому) районированию.

Сжато написанный раздел о растительности является одним из самых интересных. В пределах Восточного Саяна имеются высокогорья «альпийского» и «гольцового» (горнотундрового) типа. Многочисленные наблюдения автора помогают найти ответ на один из центральных вопросов ботанической географии северных высокогорий — о природных условиях, «порождающих» гольцовые и альпийские ландшафты с их специфическими растительностью и флорой.

В том же разделе приводится оригинальная классификация высокогорных тундр и лугов, сопровождаемая описанием каждого выдела, а также характеризуется высотная поясность растительности. В Восточном Саяне автор выделяет 5 поясов: лесостепной, лесной (горнотаежный), подгольцовый, гольцовый и нивальный (или каменный), 3 последних и составляют высокогорья. Нижней границей подгольцового пояса является верхняя граница леса, верхней — верхний предел распространения одиночных деревьев и массового распространения кустарников. Очень ценна составленная автором схематическая карта изогипс верхней границы леса в Восточном Саяне и на Хамар-Дабане, демонстрирующая снижение этой границы в гумидных районах (до 1500—1400 м над ур. м.) и повышение — в континентальных (до 2100 м).

В разделе, посвященном районированию, автор делит Восточный Саян на 3 округа, сменяющих друг друга с северо-запада на юго-восток. В основе деления лежит общее увеличение в том же направлении континентальности климата, сопровождающееся постепенным замещением кедровых лесов и редин лиственничными, а высокогорных лугов — горными тундрами. Значительная пестрота растительности каждого из округов приводит к необходимости разделения последних на более естественные районы (по 2 в округе). Каждый район характеризуется своеобразными набором и составом растительных сообществ.

Поскольку выделенные автором округа и районы не согласованы с общим ботанико-географическим районированием, ранг их определен произвольно. Правда, в начале раздела автор ссылается на существующие в литературе схемы ботанико-географического районирования более обширных территорий, однако он не касается своего отношения к этим схемам. Вследствие этого остается открытым вопрос о том, представляет ли Восточный Саян целостную в ботанико-географическом отношении единицу, или же отдельные его части могут быть порознь объединены с соседними горными районами Западного Саяна, Тувинского нагорья, северной Монголии и Прибайкалья; вопрос этот важен и для анализа флоры страны.

Самая емкая, центральная по значению часть работы посвящена обзору видов сосудистых растений (стр. 44—239). Подробное ее рассмотрение на страницах «Ботанического журнала» едва ли целесообразно; достижения и промахи автора в трактовке различных таксонов будут впоследствии не раз обсуждаться в специальных флористических и систематических исследованиях. Следует отметить значительную самостоятельность автора и критический характер обработки, что повышает ее ценность. Вся флора проработана довольно равномерно. Автор широко применяет категории varietas и (реже) subspecies, предлагая ряд новых комбинаций; однако в некоторых случаях под ними подразумеваются, по-видимому, вполне самостоятельные виды, например *Oxytropis filiformis* DC. var. *monticola* Malysch., *Draba alpina* L. ssp. *oreades* (Schrenk) Malysch. Всего в конспект флоры включены 540 видов, не считая таксонов более низкого ранга.

К числу достоинств конспекта относятся также подробные характеристики экологической и фитоценотической приуроченности и высотного распространения каждого вида, написанные на основании полевых наблюдений автора. Детально охарактеризовано распространение каждого вида в пределах Восточного Саяна; для этой цели вся территория условно разбита на 10 орографических районов, изображенных на специальной карте. На 64 картах, приложенных к работе, показано распространение 75 таксонов в Восточном Саяне. Практическое значение этой главы увеличивается благодаря тому, что в ней даны таблицы для определения растений. Кроме того, в главе «Перспективы хозяйственного освоения» приводятся сведения о технических, лекарственных, кормовых, пищевых и декоративных растениях флоры Восточного Саяна и систематический список местных названий растений (русских, бурятских и тофаларских).

Наиболее интересная и в то же время дискуссионная глава книги посвящена анализу особенностей состава и генезиса флоры (стр. 240—299). О разносторонности, с которой проводится этот анализ, говорит простой перечень заголовков разделов: 1) «Систематические особенности» [флоры]; 2) «Вертикальное распространение элементов флоры»; 3) «Связи с флорами северного полушария»; 4) «Климатическая обусловленность флорогенезиса»; 5) «Обусловленность флорогенезиса особенностями рельефа»; 6) «Флорогенетическая обусловленность кальцефилии»; 7) «Генетические связи с флорами горных систем Азии»; 8) «Обусловленность распространения растений современными физико-географическими условиями; викаризм»; 9) «Пути и этапы расселения флористических элементов»; 10) «Деструктивное влияние на флору верхнеплейстоценового оледенения»; 11) «Влияние относительного возраста горных поднятий на флорогенезис»; 12) «Эндемизм»; 13) «Влияние современного горообразования на флорогенезис»; 14) «Основные выводы». Продолжением этой главы является, по существу, и следующая за ней краткая глава — «Роль гибридизационных процессов во флорогенезисе».

Достоинством разработанной автором классификации элементов флоры по разным признакам является ее простота, отсутствие излишней детализации. Так, Л. И. Малышев различает всего 5 высотных элементов флоры, которые он называет «эколого-географическими группами»: 1) альпийские виды (встречаются почти исключительно в высокогорьях); 2) аркто-альпийские (кроме того, и в Арктике); 3) монтанные (обитают как в высокогорьях, так и в более нижних поясах, преимущественно в горных районах); 4) придаточные (для флоры высокогорий) виды, заходящие в них из нижних поясов; 5) заносные виды. Как подчеркивает и автор, данная классификация является разделением видов по их специфичности для высокогорий (признаку весьма существенному!), но не по их высотному распространению собственно; ее следовало бы дополнить разделением флоры на высотные (поясные) группы, с учетом высотной амплитуды каждого вида и полосы, в которой он играет наибольшую роль. По климатической приуроченности все виды делятся на психрофитов (растения влажного климата), криофитов (сухого) и индифферентные виды, и т. д.

Методическим упущением является то, что автор, по-видимому ограниченный издательским лимитом, не дал в работе полных списков видов, относимых им к той или иной группе (элементу), что проще всего было бы сделать в виде одной сводной аналитической таблицы.

Не ограничиваясь подсчетом количественных соотношений разных географических и экологических элементов во флоре Восточного Саяна (что и само по себе представляет немалый интерес для ботанической географии), Малышев во всех случаях дает им флорогенетические интерпретации. Для этого он проводит специальные, «направленные» сравнения, проявляя подчас подлинную изобретательность; поэтому данная глава имеет большое методическое значение, она наполнена поисками новых путей исследования флорогенеза, стремлением к объективизации методов флорогенетики. К этому добавляется обсуждение деталей распространения видов в пределах Саян и в отдельных случаях анализ их родственных связей. Все это приводит автора к целому ряду существенных заключений об истории флоры Восточного Саяна.

Едва ли не самым важным является вывод о том, что «высокогорья южной Сибири и Монголии представляют в масштабе Азии самостоятельный мощный очаг альпийского видообразования. Внутри этого пространства отдельные горные системы настолько тесно связаны друг с другом флорогенетически, что в этом отношении представляют единое целое». Это ясно из того, что 80% видов «альпийской» группы Малышева эндемичны для «Алтае-Саяно-Байкало-Хангайского горного сооружения»; на этом фоне «собственный» эндемизм Восточного Саяна выглядит несравненно более скромным (21 вид, включая субэндемиков и не считая таксоны более низкого ранга; впрочем, некоторые из последних представляют особые, эндемичные расы). Почти все эти виды Малышев относит к разряду неоэндемиков, приписывая им плейстоценовый возраст, на том основании, что таков возраст самих высокогорий (по геологическим данным). «В ходе развития альпийской флоры Восточного Саяна и Северной Азии преобладал обмен видами, индифферентными к влажности климата, а в случае высокогорий Средней и Центральной Азии — криофитами» (стр. 297). «Климатологическая гетерогенность высокогорных флор Азии возрастает по мере движения к югу». «Флористическая связь высокогорий Южной Сибири с Центральной Азией» [в которую автор, очевидно, не включает горы Монголии, — *Б. Ю.*] «осуществлялась исключительно через посредство хребтов ее западной окраины» (стр. 297, 298).

Очень интересны наблюдения автора над изменением поведения кальцефильных и кальцефобных, криофильных и психрофильных видов в разных климатических районах Саян и в разных поясах гор; из этих наблюдений автор делает выводы о вероятном характере реакции тех же видов на изменение климата во времени. Важно и другое наблюдение автора, согласно которому в некоторых парах близкородственных видов, обитающих в Саянах (*Salix nasarovii* A. Skv.—*S. polaris* Wahl., *Ranunculus altaicus* Laxm.—*R. sulphureus* Soland. и др.), «альпийский» вид бывает приурочен к высокогорьям альпийского типа, тогда как аркто-альпийский (арктогенный) — к плосковерхим горам.

На основании «фитостатистических» сопоставлений и анализа ареалов Малышев приходит к выводу, что первое (среднеплейстоценовое) оледенение Восточного Саяна происходило при гумидном климате, второе (позднеплейстоценовое) — при сухом и холодном, с одновременным усилением климатической дифференциации внутри страны. В первый период преобладал обмен психрофитами с Арктикой и более западными высокогорьями (в том числе европейскими — вдоль перигляциальной зоны), во второй — обмен криофитами, в первую очередь с более южными нагорьями Азии. Термический максимум голоцена в Саянах сопровождался усилением сухости климата; современная эпоха отличается более прохладным и влажным климатом.

Приуроченные к восточной части хр. Удинского и смежной части Окинских альп дизъюнкции ареалов многих видов автор считает проявлением «деструктивного влияния» на флору последнего оледенения. Для многих психрофитов характерны дизъюнкции большего масштаба (между западной и восточной оконечностями горной системы или между Алтаем и Прибайкальем). Высокогорья западной части Восточного Саяна моложе восточных; наиболее древние участки первых образовались в среднем плейстоцене. Определяя соотношение альпийцев и аркто-альпийцев на разных хребтах, автор рассчитывает, в какой последовательности поднимались отдельные хребты. На основании неравномерного распределения «придаточных» видов по разным высокогорьям делается заключение об относительной интенсивности современного горообразования в разных частях Саян. Неодинаковое процентное содержание климатически индифферентных и «ультраореофильных» видов в группах альпийцев и аркто-альпийцев явилось отправным пунктом для расчета автором вероятного числа арктогенных видов во флоре Восточного Саяна; обоими путями (учетом климатически индифферентных и учетом ультраореофильных видов) получены близкие цифры (25 и 24).

Не все из этих выводов обоснованы одинаково убедительно. Однако даже наиболее гипотетические построения автора важны для палеогеографии Сибири, истории развития рельефа и т. д., так как они ориентируют различных специалистов в их поиске собственных путей к решению этих трудных вопросов. В своих попытках найти ответ на многие из них Малышев не имеет предшественников.

Некоторое возражение вызывает то, что при флористических сравнениях автор, как правило, не оперирует с таксонами ниже вида (в частности, с подвидами). Между тем наличие расового викаризма в сравниваемых флорах является серьезным показателем своеобразия этих флор и нередко сигнализирует о различии условий в прошлом или настоящем. По-видимому, автором несколько занижен и расовый эндемизм флоры Восточного Саяна.

Далее, при анализе флоры столь обширной, сложно дифференцированной территории, как Восточный Саян, количественные соотношения элементов флоры неизбежно будут отражать не только условия флорогенезиса, но и территориальную неоднородность само́й флоры. Поэтому крайне желательно наряду с анализом флоры всей горной системы детально проанализировать флоры нескольких более однородных ее участков (отдельных ботанико-географических районов, «конкретные флоры»). Л. И. Малышев приводит некоторые сравнительно-флористические данные по отдельным районам, но для этого он использует орографическое районирование, многие выделы которого входят в разные ботанико-географические районы. Подчеркну попутно, что Восточный Саян, благодаря усилиям автора довольно равномерно изученный (флористически) в целом, ныне представляет особенно благоприятные возможности для разрешения многих методических вопросов изучения конкретных флор в горных условиях. Из-за отсутствия в книге выборок по «конкретным флорам» остается неясной и реальная «концентрация» видов на отдельных участках.

В ходе анализа флоры автор пользуется географической и эколого-географической (не флорогенетической!) классификациями видов, приспосабливая их к задачам флорогенетического анализа. При этом он прежде всего исходит из рассмотрения количественных соотношений разных эколого-географических групп, дополняя его анализом ареалов. Такой же классический, фундаментальный метод флорогенетики, как анализ генетического родства различных компонентов флоры, автором использован лишь в небольшой степени, хотя в ряде случаев весьма удачно (таким путем, в частности, доказано наличие европейского горного элемента в саянской флоре).

Нередко высказывается мнение, что подобный анализ «под силу» лишь монографам крупных таксономических групп. Однако усилий монографа зачастую хватает лишь на изучение одного или немногих семейств или родов, тогда как доказательность флорогенетических выводов зависит от множественности случаев параллелизма в морфолого-географической дифференциации разных групп. Поэтому никто не способен полнее и лучше, нежели флорист и ботанико-географ, специализирующийся на изучении данной территории, подобрать на основе существующих монографических обработок и собственных систематических исследований материал по родственным связям видов изучаемой флоры и проанализировать этот материал с учетом специфики самой территории. Правда, благодаря слабой разработанности систематики многих групп пока еще не все виды флоры удается отнести к тому или иному флорогенетическому элементу; однако проводить регулярное исследование флоры в этом направлении необходимо (объединенными усилиями флористов и систематиков-монографов).

Не создавая собственно флорогенетической классификации, Малышев вводит флорогенетические подразделения в пределах основных эколого-географических групп (например, альпигенные и арктогенные «аркто-альпийцы»; автохтонные и аллохтонные «альпийцы» и т. д.). В принципе этот прием соответствует логике ботанико-географического исследования, идущего от современного распространения видов к выяснению прошлого, ради лучшего понимания настоящего. Однако соединение эколого-географического и «географо-генетического» принципов в рамках одной классификации следует осуществлять с большой осторожностью, так как оно может привести к невольному смешению фактов с гипотезой. Так, в трактовку эколого-географической группы монтанных растений Малышев, по-видимому, привносит генетический момент, как бы подразумевая, что все монтанные виды сложились вне высокогорий.

Эколого-географический анализ флоры безусловно дает важные наметки для флорогенетического анализа. Однако, как правило, соотношения эколого-географических групп в данной флоре зависят от многих факторов как исторических, так и ныне действующих, что затрудняет их прямую флорогенетическую интерпретацию. Часто одни и те же соотношения могут быть объяснены, исходя из разных посылок. Так, сравнивая процентное содержание «индифферентных» видов в альпийской и аркто-альпийской группах, Малышев приходит к выводу, что более высокий процент их среди аркто-альпийцев зависит от того, что часть аркто-альпийцев арктогенна, во флоре же Арктики доля индифферентных видов повышена. На этом основании автор даже определил число арктогенных аркто-альпийцев во флоре Саян, не зная еще их видового состава. Однако то же соотношение можно объяснить, исходя и из другого допущения («все аркто-альпийцы альпигенны»), если учесть, что индифферентные к степени гумидности климата альпигенные виды имели больше шансов распространиться вплоть до Арктики, нежели виды, чувствительные к гумидности или континентальности климата.

Я не хочу умалить этими замечаниями важность эколого-географического анализа флоры для флорогенетики. Хочется лишь подчеркнуть, что при объяснении подобных соотношений следует избегать чересчур прямолинейных, категорических выводов исторического характера, стараться выявить и рассмотреть все возможные объяснения, шире допускать многопричинность. Выше уже говорилось об огромном значении для флорогенетики анализа родственных связей видов. Гипотетический (в той или иной степени) характер любого исторического построения требует максимальной мобилизации всех методов и фактов, позволяющих судить о событиях прошлого. В какой-то мере к этому и стремится Малышев, но, очевидно, сил одного человека не хватает для одинакового продвижения во всех направлениях и аспектах флорогенетического анализа. Тот крен в сторону эколого-географического анализа, который имеется в рецензируемой работе, по-видимому, оправдан, так как именно это направление в отечественной флорогенетике ранее развивалось недостаточно.

Можно было бы сделать и ряд более частных замечаний к работе. Так, автор монографии в своей трактовке генезиса высокогорной флоры Саян большое значение придает эпохам оледенений (эпохам смешения местных флор и миграций), но оставляет в тени значение межледниковий (эпох обособления местных видов и рас на базе ранее широко расселившихся высокогорных форм). Он судит о возрасте отдельных высокогорий по числу восточносаянских эндемиков, представленных в их флоре, упуская из вида, что последние эндемичны не для данного высокогорья, а для целого ряда их. Относительное обилие «альпийских» видов на разных хребтах Саян также отражает не только древность или молодость их высокогорного яруса, но и условия иммиграции альпийских видов с других высокогорий, в том числе и извне Саян. Наконец, с известной осторожностью следует принимать тезис автора, согласно которому преобладание во флоре того или иного «климатологического» элемента отражает климат какой-то одной эпохи, оказавшей максимальное влияние на флорогенезис. По-видимому, флора эволюирует гораздо медленнее, чем растительность, а те или иные ее элементы накапливаются «исподволь», хотя и неравномерно (во времени), нередко в разных микрорайонах или на разных типах местообитаний.

Известно, что золотым правилом при оценке значения той или иной работы является следующее: судить автора не за то, что он не сделал, а за то, что он дал действительно нового. А в этом отношении двух мнений быть не может. Книга Л. И. Малышева представляет фундаментальный вклад в ботаническую географию Северной Азии как в фактическом, так и в теоретическом и методическом отношениях. Она может служить образцом широко задуманного и (что встречается несравненно реже) доведенного до конца исследования, поднимающего на новый уровень наши знания о флоре (и растительности) обширной горной страны. И выход ее в свет несомненно явится импульсом для дальнейшего флористического и ботанико-географического изучения высокогорий Северной Азии.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 XII 1965).

УДК 019.941 : 581.524

А. А. Ниценко. «О фитоценотипах». Ботанический журнал, 6, 1965

Вопрос, поднятый в статье А. А. Ниценко, безусловно имеет большое теоретическое значение для фитоценологии и остается до сих пор весьма слабо разработанным. Его разработка необходима для построения классификации растительности, для анализа взаимоотношений растительности со средой и при разрешении ряда других проблем геоботаники. Знание ценотипических особенностей растений имеет прямое практическое значение при введении новых видов в культуру, при разработке биологических методов борьбы с сорняками, осуществлении постепенно-выборочных рубок и т. д. Поэтому привлечение внимания широкого круга ботаников к вопросу о фитоценотипах весьма полезно для науки.

Однако, к большому сожалению, Ниценко подошел к разработке классификации фитоценотипов односторонне. Не давая себе труда критически разобрать преимущества и недостатки системы ценотипов, выделенных Л. Г. Раменским, он одним росчерком пера изъял их из дальнейшего рассмотрения. Это легко было сделать, так как Раменский не может сам защитить свои взгляды. Однако у Раменского есть последователи, в том числе автор настоящих строк. Работы, в которых используются понятия о ценотипах по Раменскому, по-видимому, Ниценко неизвестны или он их игнорирует.

Мы берем на себя смелость напомнить читателям о некоторых наших работах, в которых ценотипы (точнее фитоценотипы) выделяются именно по Раменскому. Так, например, в статье, специально посвященной вопросу о ценотипах (Лопатин, 1963а), показывается четкая взаимосвязь между принадлежностью эдификаторов растительного покрова к тому или иному ценотипу, выделенному, согласно принципиальным позициям Раменского, и условиями местообитания, экофитоценотическим, экологическим и географическим ареалами. Выявить эту связь при иных принципах подразделения растений на ценотипы не представилось возможным, хотя автор и пытался это сделать.

В других работах (Лопатин, 1960, 1963б) ценотипы, выделенные по Раменскому, и жизненные формы растений были взяты в качестве главных критериев при решении вопроса об объеме ассоциации и фитоценоза. Кроме того, использование ценотипов Раменского нашло применение в построении классификации болотных фаций (Лопатин, 1954) и при решении вопросов микрокомплексного строения растительного покрова (Лопатин, 1958). В последней работе было показано, что развитие микрокомплексности растительного покрова тесно связано со сменой эдификаторов виолентов эдификаторами патиентами. В плакорных условиях микрокомплексный покров встречается лишь в аридных и арктических областях, где господствуют эдификаторы патиенты. В областях с умеренным или жарким гумидным климатом микрокомплексность развита лишь в верхних растительных поясах гор, на болотах, на скалах и т. п.

Понятие о ценотипах, предложенное Раменским, может быть использовано и при оценке общебиологических свойств растений (Лопатин, 1963в). Так, например, эксплеренты при любой плотности заселения (от 2 до 10 000 растений на 1 кв. м) дают одинаковое количество семян и урожай надземной массы. Виоленты дают максимальную растительную массу при небольшом количестве растений на единицу площади, и чем богаче почва, тем меньшее количество растений требуется для образования максимального урожая. У патиентов для получения максимального урожая требуется значительно бо́льшая густота заселения.

Для практики понятие о ценотипах Раменского очень важно при введении растений в культуру. Важно установить степень виолентности растений. Виолентные растения отвечают на улучшение условий существования (в частности, на удобрения) усилением конкурентоспособности. Чем больше степень виолентности, тем больше усиливается конкурентоспособность при повышении богатства почвы. На изучении степени виолентности должны базироваться методы биологического подавления сорняков. Например, в посевах горца Вейриха и борщевика Сосновского, отличающихся высокой степенью виолентности, сорняки подавляются полностью или крайне угнетены и не дают семян. При введении в культуру патиентов чем больше будет удобрена почва, тем больше надо будет прилагать усилий для прополки или химического уничтожения сорняков. Кроме того, необходимо заметить, что разной степенью виолентности отличаются не только разные виды, но и разные биотипы в пределах вида.

Как видно из весьма беглого и далеко не полного обзора случаев применения системы ценотипов Раменского при анализе ряда теоретических вопросов геоботаники и для целей практики, нельзя так просто, как это сделал Ниценко, сбрасывать со счета точку зрения Раменского на ценотипы. Между тем Ниценко в своей статье не привел ни одного примера возможного применения в практике научных исследований предлагаемой им самим классификации фитоценотипов.

К сожалению, учение о ценотипах Раменского детально не разработано. В упомянутых выше наших статьях приведено разделение патиентов на эупатиенты, или собственно патиенты, и псевдовиоленты, или патиенты сильного действия. Первые отличаются слабым средообразующим действием, вторые — сильным. Но обе группы приобретают эдификаторное значение лишь в крайних условиях среды. Для псевдовиолентов характерна нередко даже более высокая продуктивность биомассы, чем у виолентов, но растут они в местах, непригодных для произрастания мезофитов, каковыми являются все виоленты. Примеры псевдовиолентов — гидрофильные мхи, прибрежно-водная растительность.

Дальнейшая детализация классификации ценотипов на основе принципов Раменского требует проведения экспериментальных работ, поскольку выделенные им ценотипы неоднородны и различаются по степени виолентности, патиентности или эксплерентности. При постановке опытов возникают большие затруднения, так как методика строго контролируемых вегетационных опытов со взрослыми многолетними растениями в сущности совершенно не разработана. Весьма желательно, чтобы высказанные здесь соображения по проблеме фитоценотипов были подхвачены и в их исследование включились геоботаники, экологи, физиологи и генетики.

Литература

Лопатин В. Д. (1954). Гладкое болото. Уч. зап. ЛГУ, 166, сер. геогр., 9. — Лопатин В. Д. (1958). О микрокомплексности растительного покрова. Сообщ. Сахалинск. комплексн. н.-и. инст. Сиб. отд. АН СССР, 6. — Лопатин В. Д. (1960). К вопросу об установлении объема ассоциации и выделении фитоценоза в натуре. Вестн. ЛГУ, 18. — Лопатин В. Д. (1963а). К вопросу о взаимосвязях между ценотипами растений-эдификаторов и их ареалами. ДАН СССР, 148, 4. — Лопатин В. Д. (1963б). К вопросу об установлении объема ассоциации и фитоценоза. Уч. зап. Тартуск. унив., 145. — Лопатин В. Д. (1963в). К вопросу о специфичности взаимосвязи между ценотипом, конкурентоспособностью и оптимальной плотностью растений. Научн. конф. по итогам работ Инст. биолог., тезисы докл. Петрозаводск.

В. Д. Лопатин.

Институт биологии
Петрозаводского
государственного университета.

(Получено 25 X 1965)

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 634.956.2

Н. Н. Галахов и Т. Т. Трофимов

СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ГЕОГРАФИИ ПЛОДОНОШЕНИЯ ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ, 28—30 НОЯБРЯ 1964 г., МОСКВА

Московское общество испытателей природы и Институт географии Академии наук СССР провели 28—30 ноября 1964 г. Совещание по вопросам географии плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. Плоды и семена дикорастущих лесных древесных пород, кустарников и ягодников, распространенных в СССР на огромных площадях, имеют большое народнохозяйственное значение: они используются в пище и как лекарственное сырье, составляют основную кормовую базу для многих промысловых зверей и птиц и служат семенным фондом для лесных культур и озеленительных работ.

Изучением плодоношения дикорастущих лесных растений в СССР занимаются многие научно-исследовательские учреждения, вузы и производственные организации. Назрела настоятельная необходимость обмена опытом, обобщения полученных результатов и разработки плана первоочередных работ на ближайшие годы. На актуальность этих вопросов указывает большое число участников Совещания — свыше 150 представителей 66 учреждений и организаций из 26 областей, краев и республик СССР. На совещании были представлены Институт лесного хозяйства, лесные опытные станции, ботанические сады, заповедники, университет, отраслевые научно-исследовательские институты, контрольная станция лесных семян, Государственный лесной комитет, Главлесхим, Госплан РСФСР, Центросоюз, Роспотребсоюз, Главное управление гидрометслужбы, Главохота, журнал «Лесное хозяйство» и др.

Характерной особенностью Совещания являлось участие в его работе специалистов различного профиля — географов, лесоводов, ботаников, зоологов, охотоведов, медицинских работников, метеорологов, сотрудников университетов, заповедников, лесных опытных станций, ботанических садов и других, что обеспечило комплексный подход к обсуждению вопросов плодоношения лесных растений.

К Совещанию поступило 72 доклада, тезисы которых были заблаговременно напечатаны с подразделением на три группы: география плодоношения лесных древесных пород, география плодоношения пищевых дикорастущих растений и значение урожаев плодов и семян в жизни животных. В целях экономии времени на пленарных заседаниях Совещания была заслушана лишь часть докладов, а материалы остальных сообщений демонстрировались в особо отведенные часы между заседаниями.

Совещание было открыто А. Н. Формозовым. Во вступительном слове он отметил наличие сложных связей между растительностью и животным миром и кратко охарактеризовал эти связи, указал на работы, ведущиеся многими научно-исследовательскими учреждениями в данном направлении, и отметил необходимость координации работ.

По географии плодоношения лесных пород были заслушаны доклады А. А. Молчанова о периодичности плодоношения и качестве семян главнейших древесных пород в различных растительных зонах; В. И. Долгошова о биогеографических особенностях плодоношения лиственных лесных пород (в основном на Русской равнине); П. И. Чернявского о периодичности плодоношения и географичности; Л. Ф. Правдина о дикорастущих орехоплодных древесных породах СССР и их использовании в народном хозяйстве; В. И. Некрасова, О. М. Князевой, Н. Г. Смирнова об особенностях плодоношения интродуцированных древесных пород в Главном ботаническом саду АН СССР; Д. Я. Гиргидова о влиянии погодных условий на плодоношение сосны обыкновенной; Л. Г. Ситникова о динамике урожая семян кедра за последнее десятилетие в южном Прибайкалье; М. П. Воробьевой о механизации трудовых процессов на кедровом промысле; Н. В. Ромашова о биологии плодоношения *Quercus robur* L. и причинах его периодичности; И. И. Хуторцева об урожае желудей в дубовых лесах Кавказского заповедника; С. С. Мясоедова о влиянии географических и лесотипологических перебросок желудей на начало плодоношения дуба черешчатого.

По географии плодоношения пищевых дикорастущих растений были заслушаны доклады: И. С. Мелехова, А. Ф. Мухина, И. А. Голышева — «Дикорастущие плодовоягодные растения в лесах СССР, их учет и использование»; В. В. Барыкиной — «География урожайности некоторых ягодных кустарничков на европейской территории Советского Союза; В. С. Людковского — «Состояние заготовок дикорастущих плодовоягодных культур и орехов и задачи их увеличения»; А. А. Скрябиной — «Голубичники хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока и их хозяйственное освоение»; Е. А. Дороганевской «Географическая изменчивость химизма плодов лесных деревьев и кустарников»; Т. Т. Трофимова — «Витаминозные растения — облепиха и рябина»; П. К. Красильникова — «К вопросу об урожайности и возможных промышленных сборах брусники, черники, голубики и клюквы в лесной зоне европейской части Союза».

По вопросу о значении урожаев плодов и семян в жизни животных были сделаны сообщения: А. Н. Формозовым — «Биоценологическая роль урожаев семян и плодов древесных растений и ягодных кустарников»; Ю. А. Исаковым, Р. П. Зиминой, Д. В. Панфиловым — «Население животных-потребителей плодов и семян различных ландшафтов Кавказа»; Т. П. Некрасовой — «О влиянии осадков на плодоношение сибирского кедра»; М. Д. Киндяковой — «О причинах нерегулярного плодоношения обыкновенной лещины в Мордовской АССР»; Р. А. Ивановой — «Плодоношение сибирского кедра в Иркутской области».

После обсуждения докладов и поступивших предложений Совещание приняло развернутую резолюцию, в которой отметило важность изучения вопросов плодоношения лесных древесных пород и кустарников и учета урожая их с целью использования плодов и семян в разных отраслях народного хозяйства. Совещание отмечает, что решение многих важных вопросов, таких как география плодоношения, периодичность, установление закономерностей фазы плодоношения, затрудняется отсутствием единой методики и координационного центра. Совещание обратилось с просьбой к Институту географии АН СССР и Московскому обществу испытателей природы взять на себя инициативу по организации междуведомственной постоянно действующей комиссии по плодоношению лесных древесных пород, кустарников и ягодников в составе 3—4 человек с правом привлечения к своей работе по мере надобности представителей других учреждений: Института географии АН СССР, Комитета по лесному хозяйству, Лаборатории лесоведения АН СССР, Института леса и древесины Сибирского отделения АН СССР, Ботанического института АН СССР, Главного ботанического сада, Всесоюзного института животного сырья и пушнины и др.

Основными задачами этой комиссии Совещание считает организацию составления единой дифференцированной методики по изучению периодичности и географии плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников; координацию, установление очередности и определение объема соответствующих работ, выявление материалов по плодоношению древесных пород, имеющихся в различных ведомствах, методическую и консультационную помощь в обработке первичных материалов.

Первоочередными и главными вопросами по изучению плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников на ближайшее время Совещание считает:

а) определение причин периодичности плодоношения, его географии и прогнозы урожая;

б) разработку мероприятий по сокращению числа межсеменных лет;

в) вопросы физиологии плодоношения;

г) установление влияния климатических и погодных условий, а также грибных заболеваний, насекомых и мышевидных грызунов на количество и качество урожая плодов и семян;

д) выявление витаминного состава плодов и семян с учетом географичности этих признаков и индивидуальной изменчивости в витаминности растений;

е) вскрытие взаимосвязей между урожаем плодов и семян и плотностью населения зверей и птиц;

ж) организацию постоянной службы учета урожайности плодов и семян через сеть корреспондентов;

з) отбор в природе растений, особо ценных по урожайности и качеству плодов.

Имеющиеся материалы по плодоношению древесных пород указывают на сильную индивидуальную изменчивость урожайности отдельных деревьев в одной и той же популяции. Поэтому необходимо проводить дифференцированный учет урожая фитоценозов не только по видам, но и по экотипам (экологическим расам) и другим внутривидовым таксонам. При изучении плодоношения древесных пород желательно шире использовать новые методы — рентгенографию, люминесцентное микроскопирование и др.

На базе сети ботанических садов, опытных станций, экспериментальных участков институтов и опытных лесхозов необходимо приступить к созданию семенных маточных плантаций из наиболее ценных местных и интродуцированных древесных пород и кустарников, выделяющихся по урожайности, вкусовым качествам, а также витаминному составу плодов и семян.

(Получено 15 II 1965).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22 : 58 (471.324)

О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВОРОНЕЖСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Воронежское отделение ВБО было организовано в 1921 г. Председателем его был Б. А. Келлер, секретарем — Б. М. Козо-Полянский. Но просуществовало Отделение недолго, так как организация его совпала с периодом активной деятельности отделения Общества естествоиспытателей, где и сосредоточивалась работа воронежских ботаников.

Отделение Ботанического общества возобновило свою деятельность 21 февраля 1957 г. по инициативе Б. М. Козо-Полянского, который и возглавил его. После смерти Козо-Полянского председателем Совета Отделения был избран Н. С. Камышев, который и до настоящего времени активно руководит деятельностью Воронежского отделения.

В феврале 1957 г. в Воронежском отделении состояло 17 членов, в настоящее время оно объединяет 62 ботаника. Членами отделения являются сотрудники высших учебных заведений, научных станций, ботанических садов, Областного краеведческого музея, преподаватели средних школ и студенты университета.

В своей деятельности воронежские ботаники активно откликаются на все события ботанической, политической и хозяйственной жизни страны.

Ежемесячно, за исключением летнего периода, проводятся общие собрания. За истекший период (февраль 1957 г.—октябрь 1965 г.) проведено 58 собраний, заслушано и обсуждено 82 научных доклада по разным вопросам ботаники. Кроме докладов, на собраниях постоянно заслушиваются информации о местных межвузовских, республиканских и всесоюзных научных съездах и конференциях, в которых многие члены общества принимают активное участие, выступая с докладами. Эти информации позволяют держать всех членов нашего Отделения в курсе текущей научной жизни СССР в области биологии и ботаники.

Приводим небольшой перечень наиболее интересных докладов, заслушанных на заседаниях Отделения.

Шемякин И. Я. (октябрь 1957 г.) «Состояние зеленых насаждений г. Воронежа и мероприятия по улучшению их защиты и охраны»; Камышев Н. С. (октябрь 1958 г.) «Борьба за существование и ее значение в эволюции растительного мира»; Скрябин М. П. (январь 1960 г.) «Очерк истории лесов Воронежского края»; Кожевникова Л. И. (марта 1960 г.) «Актуальные проблемы изучения естественных кормовых угодий»; Доронин Ю. А. (январь 1961 г.) «Закон об охране природы и задачи ботаников»; Камышев Н. С. (декабрь 1961 г.) «Опыт классификации фитоценозов», (апрель 1962 г.) «Геоботаническое районирование Центрального Черноземья»; Хомякова И. М. (февраль 1963 г.) «Определитель растений лесного напочвенного покрова»; Камышев Н. С. (март 1963 г.) «К географии и фитоценологии лесостепного комплекса ЦЧО»; Федосеева А. И. (апрель 1963 г.) «Теория цветка покрытосемянных и проблема их филогении»; Рощина В. Д. (февраль 1964 г.) «Фитонциды и подвижность хлоропластов»; Раскатов П. Б. (март 1964 г.) «Некоторые особенности анатомической терминологии»; Камышев Н. С. (апрель 1964 г.) «О принципах выявления растительных ассоциаций»; Барабаш Г. И. (январь 1965 г.) «Ботанико-географическая характеристика лугов среднего Дона»; Камышев Н. С. (сентябрь 1965 г.) «Программа стационарного исследования динамики агробиогеоценозов».

Подробный перечень докладов опубликован в «Известиях» и «Научных записках» нашего отделения в 1960 и 1963 гг.

По инициативе Отделения в январе 1958 г. и в мае 1961 г. были проведены научно-производственные конференции по охране природы и рациональному использованию природных ресурсов Воронежской области и всего Центрального Черноземья. Активное участие в этих конференциях приняли члены ботанического общества. Члены отделения (Н. С. Камышев, С. В. Голицын, Ю. А. Доронин и др.) приняли участие в подготовке решения Воронежского облисполкома по организации заповедников на территории Воронежской области путем выезда на места, осмотра и выделения в натуре проектируемых заповедных участков.

В октябре 1959 г. Воронежской облисполком вынес решение об организации на территории области 13 заповедных участков. На основе предложений воронежских ботаников аналогичные решения были вынесены облисполкомами соседних областей.

Ряд предложений по охране зеленых насаждений Воронежа и по установлению в городе исторических и мемориальных досок был направлен в Воронежский горсовет и нашел отражение в соответствующих постановлениях.

На межвузовских конференциях по борьбе с эрозией почв (1961 г.) и по охране водных ресурсов (1962 г.) членами общества (Н. С. Камышев, Л. И. Кожевникова, И. Я. Шемякин) внесены предложения по фитомелиорации земель, по охране зарослей тростника и пр.

По ходатайству Воронежского отделения ВБО ботаническому саду Воронежского университета было присвоено имя организатора и первого его директора члена-корреспондента АН СССР проф. Б. М. Козо-Полянского.

В октябре 1958 г. на общем собрании Отделения было проведено обсуждение книги «Определитель растений. . .» С. С. Станкова—В. И. Талиева. Критическое обсуждение книги выявило в ней большое количество ошибок и недостатков; было вынесено решение опубликовать критические замечания в виде рецензии в «Ботаническом журнале»; Отделение просило также довести до широких кругов советских ботаников решение собрания о недопустимости в дальнейшем выпуска в свет такого рода недоброкачественных книг издательством «Советская наука». Решения, принятые при обсуждении «Определителя», и критическая рецензия на него были напечатаны в «Ботаническом журнале».

Исключительно большой интерес вызвал доклад Н. С. Камышева «О разногласиях в биологии», сделанный на философском семинаре сотрудников биолого-почвенного факультета Воронежского университета в апреле 1965 г.; доклад привлек огромное количество слушателей, и не только ботаников и биологов, но также и других специалистов.

Воронежское отделение ВБО ежегодно в апреле проводит научные чтения имени Б. М. Козо-Полянского и вообще отмечает памятные даты (например, памяти А. П. Шенникова, П. А. Баранова и др.).

Члены Воронежского отделения ВБО содействуют повышению квалификации учителей и агрономов Воронежской и соседних областей, читая лекции по различным вопросам ботаники; в этой работе приняли участие Д. П. Викторов, М. И. Николаева, А. А. Землянухин, Н. С. Камышев.

Камышевым составлены и направлены в Совет ВБО конкретные предложения для улучшения подготовки ботаников в вузах.

Воронежские ботаники проводят большую работу по изучению флоры и растительности Центрального Черноземья, в частности, Н. С. Камышевым и С. В. Голицыным составлена монография «Растительный покров Центрального Черноземья».

Члены Отделения ВБО активно распространяют ботанические знания, печатая статьи в газетах (Н. С. Камышев, А. А. Землянухин, И. Я. Шемякин).

Даются консультации по ботаническим вопросам различным учреждениям — контрольно-семенным лабораториям, карантинным учреждениям, судебно-следственным органам и т. д.

Воронежское отделение с разрешения Совета ВБО приступило к публикации работ своих членов в специальном издании, которое первоначально называлось «Известия Воронежского отделения Всесоюзного ботанического общества», а затем «Научные записки Воронежского отделения ВБО». Первый выпуск был издан в 1960 г., второй — в 1963 г., третий — в 1964 г. В печати находится четвертый сборник.

Члены Отделения публикуют результаты своих исследований и в других научных изданиях (Труды Воронежского государственного университета, Бюллетень Московского общества естествоиспытателей, сборники по охране природы, Ботанический журнал и другие центральные периодические издания).

Совет Отделения организовал две интересные тематические экскурсии: «Состояние зеленых насаждений г. Воронежа» и «Реликтовая флора и растительность Галичьей горы».

Воронежское отделение ботанического общества, помимо обычной своей научной деятельности, принимало посильное участие в решении народнохозяйственных задач в соответствии с указаниями Совета ВБО.

Л. И. Кожевникова.

(Получено 6 XII 1965).

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами. Статьи, присланные без соблюдения этих правил, к рассмотрению Редакцией приниматься не будут.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны обязательно иметь направление от соответствующих учреждений.

2. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы. Кроме того, печатаются статьи обзорного характера, рецензии, хроникальные статьи и др. Изложение методики исследований, исторических обзоров по данному вопросу и других материалов не оригинального характера должно быть максимально сжато.

3. В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа, а также фамилия заведующего лабораторией, представляющего статью. Исключение из этого правила делается только для статей. представленных органами Всесоюзного ботанического общества. Для статей аспирантов или соискателей необходимо представление также отзыва заведующего лабораторией или научного руководителя и направление учреждения, в котором аспирант или соискатель работают над диссертацией. В направлении должен быть указан срок окончания аспирантуры и ориентировочный срок защиты диссертации.

4. В Ботаническом журнале публикуются только статьи, соответствующие его профилю.

5. Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь. Редакция будет оказывать предпочтение статьям, рекомендуемым общим собранием ВБО, отделениями, секциями и комиссиями ВБО, содержание которых было заслушано на заседаниях перечисленных органов ВБО.

6. Статьи должны быть изложены предельно кратко, но достаточно ясно, технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны. Объем оригинальных статей не должен превышать 22 страниц на машинке, включая список литературы, сообщений не свыше 10 страниц на машинке.

Нумерация для всего текста, в том числе для списка литературы и подписей к рисункам (подписи в конце), должна быть общей.

7. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), четко напечатанные через два интервала, на одной стороне листа стандартного формата (210×297.5 мм) с чистыми полями слева от текста 2.5 см, справа 1 см, сверху 2 см, снизу 2.5 см, на плотной белой писчей бумаге, не пропускающей чернил и поддающейся резинке.

Весь текст, включая таблицы, подписи к рисункам, список литературы и подстрочники, должен быть напечатан через два интервала.

При перепечатке на пишущей машинке следует:

а) на машинке ничего не подбивать черточками или точками; в таблицах линейки проводятся простым карандашом, выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше;

б) открывающие кавычки ставить на нижней линии, закрывающие — на верхней;

в) римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабских «1» и букв «П» и «Ш»;

г) обозначения сносок делать цифрами без скобок (не звездочками) и ставить их после знаков препинания;

д) в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию;

е) если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

ж) основными скобками ставить круглые, квадратные же скобки применять как подчиненные (внутри текста, идущего в круглых скобках);

з) применять твердый знак, а не апостроф.

8. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке, в виде исключения допускается написание от руки библиотечным почерком темными чернилами или тушью.

9. Во избежание ошибок следует обращать особое внимание на изображение индексов (на нижней линии) и показателей степеней (на верхней линии), делать ясное

различие между буквами, сходными по написанию (в рукописном Г и Т, *п* и *h*, а и и, с и е, *е* и *l* и т. п.), отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: О̳ — прописная буква, б̿ — строчная буква, 0 — ноль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов; греческие слова и буквы, четко вписанные библиотечным почерком, должны быть окружены красным карандашом, готические слова и буквы окружаются синим карандашом.

10. В тексте, в таблицах и подписях к рисункам допускают только общепринятые стандартные сокращения (слова «например», «таким образом», «так как», «должно быть» в журнале не сокращаются).

Сокращения необходимы в следующих случаях.

1) При обозначении единиц измерения каких-либо конкретных величин; например, 30 метров — 30 м; но «несколько метров».

2) Сокращаются географические и физико-географические термины, относящиеся к конкретным пунктам, элементам рельефа и т. д. Например, река Волга — р. Волга, но «река», город Житомир — гор. Житомир; Северная Америка — С. Америка; поселок Мирный — пос. Мирный; деревня Колтуши — д. Колтуши; озеро Белое — оз. Белое; гора Эльбрус — г. Эльбрус. Используются также сокращения: северо-запад — с.-з., юго-восток — ю.-в., над уровнем моря — над ур. м. В сомнительных случаях термины надо приводить полностью, без сокращений.

3) При неоднократном повторении в статье латинского или русского названия того или иного вида или при перечислении видов одного рода родовые названия сокращаются до первой буквы. Например: *Pinus silvestris* — *P. silvestris*; *Phaseolus vulgaris* — *Ph. vulgaris*. Автор вида указывается только при первом его упоминании. Если в статье имеются полные списки всех упоминаемых видов (например, списки в таблицах), то авторов видов желательно приводить в этих списках. В подписях к рисункам и в текстовых таблицах полное название вида приводится один раз.

Из слов, не относящихся к научным терминам, сокращается только «то есть» — т. е.

4) Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам (в случае, если это название повторяется в дальнейшем тексте), во всех последующих, повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. д.

11. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) «. . . еще указывал В. Л. Комаров (1909) или «. . . как прежде указывалось (Комаров, 1909)», или, в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ: «. . . указывал еще Энглер (Engler, 1909)», а при повторном упоминании «. . . Энглер, (1909)»; «. . . как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Инициалы авторов приводятся лишь в списке литературы (в конце статьи), а в тексте только для авторов-однофамильцев. Перенумеровывание работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются. Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

12. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература» (а не «Цитированная литература»), его назначение — облегчить читателю разыскивание приведенных литературных источников в книгохранилищах. В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы первого автора ставятся после фамилии. Например: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводится несколько работ одного и того же автора, то фамилия и инициалы каждый раз повторяются, а не заменяются кавычками, тире или словами «Он же»; 4) после фамилии перед инициалами запятая не ставится; 5) если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в ссылках в тексте на этот список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке, например: 1905а, 1905б (не 1905 а, б).

Произведения русских авторов, опубликованные на иностранных языках, включаются в русский алфавит, причем перед иностранными написаниями фамилий автора приводятся в круглых скобках фамилия и инициалы этого автора в русском написании; пример: (Максимович К. И.) Maximovicz C. I. (1859). Primitae florae amurensis.

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы, год, заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»). Для обозначения томов используются римские или арабские цифры, соответственно нумерации принятой в том или ином литературном источнике.

Для книг приводятся: фамилия и инициалы автора, год, полное название и место издания книги.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке с непременным указанием места хранения рукописи и обозначением в скобках «диссертация».

В список литературы могут быть включены отдельные источники, не упомянутые в тексте, в целях дополнительной ориентации читателя в литературе вопроса. Список должен быть подписан автором.

13. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится сбоку с правой стороны над заголовками таблицы (например: Таблица 2). В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово таблица сокращается, например: (табл. 2). Текст таблиц должен быть напечатан без сокращения слов через два переката на машинке; содержание таблиц не должно дублировать текст.

Таблицы должны быть составлены так, чтобы они были легко читаемы. Необходима самая тщательная проверка всех цифр и подсчетов, даваемых в таблицах и в тексте (итоги, проценты и т. п.). Таблицы должны быть по возможности компактными, не превышать в наборе размеров печатной страницы. Нумерация граф дается только в случае необходимости, — если есть ссылки в тексте на номера граф (первой графой нумеруется крайняя левая, т. е. боковик таблицы, а не первая графа цифр).

14. Фотоснимки (для тоновых клише) как чернотоновые, так и цветные, представляются в двух экземплярах. Репродукция цинкографических оттисков не принимается. Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом. Качество фотоснимков должно быть безупречным: они должны быть без вуали, желтизны, достаточно контрастные. Изображения (особенно на портретах) не должны сливаться с фоном. На фотоснимках нельзя делать никаких надписей или условных обозначений; надписи и обозначения надо нанести на кальку (плюр), подклеенную по краю к дубликату фотографии. Первые (лучшие экземпляры) не должны быть наклеены, не должны быть монтированы, макет таблицы с плюром следует делать только из дубликатов фотографий.

Графики, чертежи, схемы должны быть даны штриховым рисунком (а не фотоснимком с чертежа). В тех случаях, когда это возможно, следует давать не фотоснимки, а штриховые рисунки или же прилагать штриховой рисунок для замены фотографии, если она окажется технически не воспроизводимой.

Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в три раза.

Иллюстрации вкладываются в отдельный конверт, приклеивание их к тексту недопустимо. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ. Надписи должны занимать не более половины площади данного рисунка. Слишком мелкие рисунки недопустимы; если рисунок имеет небольшой размер, то его надо увеличить.

Нагрузка географических карт должна быть минимальной, без излишних деталей (обозначения и наименования многочисленных населенных пунктов, мелких притоков рек, железных дорог и т. д.), карту следует максимально схематизировать. Надписи на картах должны быть достаточно крупными и четкими.

Карты включаются в общую нумерацию рисунков, нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2, в круглых скобках или в общем контексте) на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписях к рисунку или в тексте; рисунок должен быть, по возможности, разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

В тексте ссылки на условные обозначения рисунков выделяются курсивом, например: «показано нами на кривой (рис. 2, *4*)» или: (рис. 3, *б*). Обозначения уменьшения или увеличения рисунков или их деталей даются в конце основной подписи к рисунку (т. е. после заголовка) до расшифровки условных обозначений, например: ×15; увел. 15, или уменьш. 2. В подписях к полевым фотографиям надо указывать географическое положение (пункт) и дату; авторство рисунков и фотографий указывается только в случае заимствований, когда они выполнены не автором статьи.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке с отдельного листа, с соблюдением упомянутых выше условий (§§ 3—6), и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы. Второй экземпляр подписей вкладывается в конверт с рисунками.

15. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати краткое резюме, информирующее о содержании работы. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский (или немецкий, французский) язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи. В заголовке резюме должны быть указаны название статьи, фамилия и инициалы автора. Резюме надо представлять в 2-х машинописных экземплярах.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения текста и графиков. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки. Непринятые рукописи возвращаются по требованию авторов.

Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий должны быть представлены с рефератами. В заголовке реферата должны быть указаны название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья («Ботанический журнал»). В конце реферата следует указывать библиографию — количество названий и число иллюстраций. Размер реферата определяется объемом и характером статьи, но не должен превышать 2-х страниц машинописного текста. Реферат надо представлять в 2-х машинописных экземплярах.

16. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

17. В конце рукописи должны быть указаны фамилия, имя и отчество автора, его специальность, звание, служебный и домашний адреса и телефоны, точное название учреждения, места работы автора, дата. О перемене адреса автор должен немедленно извещать Редакцию.

Если статья содержит впервые публикуемые данные исследований, подлежащие экспертизе, то к рукописи должен быть приложен акт экспертизы и разрешение на опубликование от дирекции или учреждения, в котором была выполнена работа. Сокращения по первым буквам допускаются только для широко известных учреждений (БИН, ВИР, ЛГУ, МОИП).

К рукописи должно быть приложено заявление на имя Редакции. В заявлении следует также указать место работы, служебный и домашний адреса и телефоны и сообщить, является ли автор членом ВБО (в каком отделении ВБО он состоит).

18. Редакция высылает автору бесплатно 25 авторских оттисков статьи.

19. Редакция просит авторов строго соблюдать требования, предъявляемые к рукописи. Необходимость своевременного выпуска журналов в свет при высоких требованиях, предъявляемых к рукописям, поступающим в полиграфическое производство, исключает возможность рассмотрения и публикации работ, не удовлетворяющих указанным выше условиям.

Редакция «Ботанического журнала» будет благодарна всем лицам, присылающим письма с критическими замечаниями о статьях, публикуемых на страницах нашего журнала.

Редакция.

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

N. N. Kaden and **M. E. Kirpicznikov**. A draft of a new system of fruit nomenclature 473
D. B. Archangelsky. Pollen grains of *Thymelaeaceae* and *Gonystylaceae*. (4 plates) 484
E. G. Pobedimova and **V. N. Gladkova**. Studies on the flora of the Valaam Island (Lake of Ladoga). (6 textfigures) 495
E. A. Shtina and **M. B. Royzin**. The algae of the podzol soils in the Khibiny Mts. 509
U. M. Miroshnichenko and **N. V. Miroshnichenko**. The successions of the soil-vegetational cover in the maritime zone of the North-Western Cis-Caspian Area. (3 textfigures) 520

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 542

B. N. Gorbachev. The use of the method of indicator plants in the mapping of the reproduced vegetational cover. (542).

REPORTS 551

A. A. Shakhov and **B. M. Golubkova**. The structure of chloroplasts and the lipoid globulation. (1 plate). (554). — **Vl. V. Skripchinsky**. On the germination of the seeds of some species of perennial ornamental plants indigenous to the Stavropol Territory. (553). — **L. M. Kuzjmina**. Abnormal forms of seeds in the poppy *Papaver nudicaule* L. (1 textfigure). (557). — **N. I. Demchenko**. The morphology of pollen in *Neuradaceae*. (2 plates). (559). — **I. A. Dudka**. Aquatic hyphomycetes of the southern part of the woodland in the Kiev Region. (2 textfigures). (561). — **V. I. Konicheva**. On the flowering of wormwoods *Artemisia turanica* Krasch. and *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. (7 textfigures). (567). — **L. E. Soboleva**. The effect of insufficient illumination on the growth and development of swardflags (*Iris* spp.) of Turkmenia. (3 textfigures). (570). — U. D. **Gusev**. The dispersal of species of *Galinsoga* in the Leningrad Region. (577). — **M. I. Kotov**. The flora and vegetation of Ryla Mts. in Bulgaria. (1 textfigure). (579). — **F. A. Alexandrov**. Three species of plants new for the Kirov Region. (583).

SURVEY OF LITERATURE 584

I. N. Sveshnikova. Investigations of leaves of fossil and recent plants by means of epidermal-cuticular method. (584). — **Z. M. Eidelmann** and **O. F. Popova**. On the development of photochemical activity of plastids in the course of acquiring green colour by plants. (590).

REVIEWS 600

G. I. Dochmann. Some comments on the textbook «Introduction to Geobotany» by *A. P. Shennikov*. (1964). (600). — **V. P. Nikitin**. *N. I. Katz*, *S. V. Katz* and *M. G. Kipiani*. The atlas and the key for the identification of fruits and seeds occurring in the Quaternary deposits of the U.S.S.R. (1965). (607). — **P. L. Gorchakovsky**. *N. A. Pavlov*. Phytogeography of foreign countries, vols. I, II (1965). (610). — **B. A. Yurtzev**. The alpine flora of East Sayan Mts. A revision of vascular plants, pecularites of composition, and the florogenesis. (613). — V. D. Lopatin. *A. A. Nitzenko*. On phytocoenotypes. 1965. (618).

CHRONICLE 620

N. N. Galakhov and **T. T. Trofimov**. A conference on the problems of geography of fructification of forest plants held in Moscow on November 28—30, 1964. (620).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R 622

L. I. Kozhevnikova. On the work of the Voronezh Department of the Botanical Society of the U.S.S.R (622).

RULES FOR THE AUTHORS 624

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

П. Н. Каден и **М. Э. Кирпичников**. Проект новой системы номенклатуры плодов . . . 473

Д. Б. Архангельский. Пыльцевые зерна семейств *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*. (С 1 рис. и 4 табл. рис.) . . . 484

Е. Г. Победимова и **В. Н. Гладкова**. Флористические исследования на о. Валааме. (С 6 рис.) . . . 495

Э. А. Штина и **М. Б. Ройзин**. Водоросли подзолистых почв Хибин . . . 509

Ю. М. Мирошниченко и **Н. В. Мирошниченко**. Смены почвенно-растительного покрова в приморской полосе северо-западного Прикаспия. (С 3 рис.) 520

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 542

Б. Н. Горбачев. Метод растений-индикаторов при составлении карт восстановленного растительного покрова. (542). — **Р. П. Савельева**. Использование признаков растительности при дешифрировании оползневых форм на Куйбышевском водохранилище. (С 4 рис.) (546).

СООБЩЕНИЯ . . . 551

А. А. Шахов и **Б. М. Голубкова**. Структура хлоропластов и липоидная глобуляция. (С 1 табл. рис.). (551). — **Вл. В. Скрипчинский**. О прорастании семян некоторых видов декоративных многолетников ставропольской флоры. (553). — **Л. М. Кузьмина**. Аномальные формы семян мака *Papaver nudicaule* L. (С 1 рис.). (557). — **Н. И. Демченко**. Морфология пыльцы сем. *Neuradaceae*. (С 2 табл. рис.). (559). — **И. А. Дудка**. Водные гифомицеты южной части Киевского Полесья. (С 2 рис.). (561). — **В. И. Конычева**. О цветении полыней *Artemisia turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. (С 1 табл.). (567). — **Л. Е. Соболева**. Влияние пониженной освещенности на рост и развитие ирисов *Iris* в Туркмении. (С 3 рис.). (570). — **Ю. Д. Гусев**. Расселение видов *Galinsoga* в Ленинградской области. (577). — **М. И. Котов**. Флора и растительность хребта Рыла в Болгарии. (С 1 рис.). (579). — **Ф. А. Александров**. Три новых вида растений для Кировской области. (583).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ . . . 584

И. Н. Свешникова. Исследования листьев ископаемых и современных растений эпидермально-кутикулярным методом. (584). — **З. М. Эйдельман** и **О. Ф. Попова**. О развитии фотохимической активности пластиды в процессе зеленения. (590).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 600

Г. И. Дохман. Некоторые соображения по поводу учебника *А. П. Шенникова* «Введение в геоботанику». (600). — **В. П. Никитин**. *Н. Я. Кац*, *С. В. Кац* и *М. Г. Кипиани*. Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. 1965. (607). — **П. Л. Горчаковский**. *Н. В. Павлов*. Ботаническая география зарубежных стран. I и II. 1965. (610). — **Б. А. Юрцев**. *Л. И. Малышев*. Высокогорная флора Восточного Саяна. Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. 1965. (613). — **В. Д. Лопатин**. *А. А. Ниценко*. О фитоценотипах. 1965. (618).

ХРОНИКА . . . 620

Н. Н. Галахов и **Т. Т. Трофимов**. Совещание по вопросам географии плодоношения лесных растений, 28—30 ноября 1964 г., Москва. (620).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ . . . 622

Л. И. Кожевникова. О деятельности Воронежского отделения ВБО. (622).

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ . . . 624

Подписано к печати 29/III 1966 г. М-27612. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$. Бум. л. $4^{7}/_{8}$.
Печ. л. $9^{3}/_{4}+7$ вкл. ($^{7}/_{8}$ печ. л.)=14.84 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 19.04.
Тип. зак. 750. Тираж 2785.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12